

Vergleichende Untersuchungen zur histogenetisch bedingten Sternmusterbildung in der Petalenfärbung bei *Camellia* L., *Myosotis* L., *Pelargonium* L'HERIT., *Phlox* L., *Rhododendron* L., *Saintpaulia* H. WENDL., *Verbena* L.



DISSERTATION

zur Erlangung des akademischen Grades
doctor rerum horticultrarum
(Dr. rer. hort.)

eingereicht an der
Landwirtschaftlich-Gärtnerischen Fakultät
der Humboldt-Universität zu Berlin

von
Diplom-Gartenbauingenieur Sylvia Plaschil
geboren am 04. Dezember 1967 in Dresden

Präsident
der Humboldt-Universität zu Berlin
Prof. Dr. H. Meyer

Dekan
der Landwirtschaftlich-Gärtnerischen Fakultät
Prof. Dr. habil. E. Lindemann

Gutachter: 1. Prof. Dr. F. Pohlheim
2. Prof. Dr. H.-G. Kaufmann

eingereicht: 10. März 1997

Datum der Promotion: 05. Juni 1997

Bibliographische Beschreibung und Autorreferat

Plaschil, Sylvia:

Vergleichende Untersuchungen zur histogenetisch bedingten Sternmusterbildung in der Petalenfärbung bei *Camellia* L., *Myosotis* L., *Pelargonium* L'HERIT. ex AIT., *Phlox* L., *Rhododendron* L., *Saintpaulia* H. WENDL., *Verbena* L.; 1997

119 Seiten, 97 Abbildungen, 31 Tabellen, 138 Literaturangaben

Berlin, Humboldt-Universität, Landwirtschaftlich-Gärtnerische Fakultät. Diss. A

Schlagworte: Blütenmuster, Chimäre, *Pelargonium*, *Saintpaulia*

Histogenetisch bedingte Sternmusterungen an Petalen treten in verschiedenen Pflanzengattungen auf und konnten bei *Camellia*, *Pelargonium*, *Phlox*, *Rhododendron*, *Saintpaulia* und *Verbena* nachgewiesen werden, sie sind aber auch bei *Myosotis* und *Petunia* bekannt. Die Sternmusterungen entstehen bei den untersuchten Sorten durch Anthocyandefektmutation in einer bestimmten Sproßscheitelschicht und den abstammenden Geweben, in Abhängigkeit von der gewebespezifischen Farbstoffbildung im Blütenblatt, dem Wirken der Partnerinduktion von anthocyanintaktem auf anthocyandefektes Gewebe (Induktion der Anthocyansynthese) und der L1-Beteiligung an der Mesophyllbildung des Blütenblattrandes. Fünf unterschiedliche Typen der histogenetisch bedingten Sternmusterbildung in der Petalenfärbung unter Berücksichtigung dieser Charakteristika konnten gefunden werden.

Compared investigations of histogenetically determined pinwheel patterns in petal pigmentation in *Camellia* L., *Myosotis* L., *Pelargonium* L'HERIT. ex AIT., *Phlox* L., *Rhododendron* L., *Saintpaulia* H. WENDL., *Verbena* L.; 1997

Keywords: pinwheel pattern, chimera, *Pelargonium*, *Saintpaulia*

Histogenetically determined pinwheel patterns in petals exist in various genera of plants. Such patterns have been proved in *Camellia*, *Pelargonium*, *Phlox*, *Rhododendron*, *Saintpaulia* and *Verbena*, and are also known in *Myosotis* and *Petunia*. Pinwheel patterns occur by mutation in a defined layer of the apex and its originated tissues. Its intensity is affected by presence of pigmentation in specific tissues of the petal and the existence and level of partner-induction (induction of anthocyanin synthesis from anthocyan-intact to anthocyan-defect tissue), and the participation of L1 (layer one of the apex) on the formation of mesophyll in the margin of the petal.

Five different types of the histogenetically determined formation of pinwheel patterns were found according to the above mentioned conditions. In addition, some other types can exist when more than two layers of the apex and their derived tissues form the petals (perhaps in *Camellia*) and layer 2 and 3 are different in their genotypes.

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
1.1	Chimärentheorie, Sternblütenmuster und Partnerinduktion	1
1.2	Blütenfarbstoffe	5
2	Material und Methoden	8
2.1	Pflanzenmaterial	8
2.1.1	Gattung <i>Camellia</i> L.	8
2.1.2	Gattung <i>Myosotis</i> L.	10
2.1.3	Gattung <i>Pelargonium</i> L'HERIT. ex AIT.	11
2.1.4	<i>Phlox subulata</i> L.	15
2.1.5	Gattung <i>Rhododendron</i> L.	15
2.1.6	Gattung <i>Saintpaulia</i> H. WENDL.	16
2.1.7	Gattung <i>Verbena</i> L.	17
2.2	Methoden	18
2.2.1	Vermehrung	18
2.2.2	Segregation	18
2.2.3	<i>In vitro</i> -Kultur	19
2.2.4	Ploidiemarkierung	21
2.2.5	Mikroskopische Frischpräparate	21
2.2.6	Kunststoffeinbettung für mikroskopische Dauerpräparate	21
2.2.7	Lichtmikroskopische Untersuchungen und Dokumentation	22
2.2.8	Erfassung qualitativer Ergebnisse im makroskopischen Bereich	22
2.2.9	Datenaufbereitung	22
2.2.10	Blütenblattmessungen und Blütenblattflächenbestimmungen	23
3	Ergebnisse	25
3.1	Mikroskopische Untersuchungen an <i>Camellia japonica</i> L.	25
3.2	Musternachweis bei <i>Myosotis</i> L.	27
3.3	Vergleichende Untersuchungen bei <i>Pelargonium</i> L'HERIT. ex AIT.	28
3.3.1	Sortengruppe 'A Happy Thought'	28
3.3.2	Chimärennachweis bei 'Mr. Wren'	32
3.3.3	Untersuchungen bei 'Lednice'	34
3.3.4	Variantenvergleich bei der <i>Pelargonium-Peltatum</i> -Hybride 'Lila-Luisenhof'	37
3.4	Analysen bei <i>Phlox</i> L.	41
3.5	Mikroskopische Untersuchungen an <i>Rhododendron</i> L.	42
3.6	Analysen bei <i>Saintpaulia</i> H. WENDL.	44
3.6.1	Mikroskopische Untersuchungen des Blütenblattes	44

3.6.2	Segregation	47
3.6.2.1	Blattstecklinge	47
3.6.2.2	Selbstungen	48
3.6.2.3	<i>In vitro</i> -Kultur	52
3.6.3	Anthocyanverteilung im Laubblatt	54
3.6.4	Untersuchungen an einer modifikativen Sternmusterform von <i>Saintpaulia ionantha</i> H. WENDL.	60
3.7	Analysen bei <i>Verbena</i> L.	62
3.8	Untersuchungen zur Partnerinduktion	70
3.9	Übersicht der chimärisch bedingten Blütenblattmuster des Untersuchungsmaterials	72
4	Diskussion	75
4.1	Zu Ursachen der Blütenmusterbildung	75
4.2	Zum Modellobjekt <i>Saintpaulia ionantha</i> H. WENDL.	77
4.3	Anmerkungen zur histogenetischen Konstitution des verwendeten Pflanzenmaterials	87
4.4	Zur Stabilität der chimärisch bedingten Sternmuster an Petalen	95
4.5	Zur Bildung chimärisch bedingter Anthocyanmuster und Blütenfarben sowie Klassifizierung von Sternmustern an Petalen	98
4.6	Gegenüberstellung von chimärisch bedingten Laub- und Blütenblattmustern	102
5	Zusammenfassung	107
6	Literaturverzeichnis	111

Abbildungsverzeichnis

Abb.1: Blüte von <i>Camellia japonica</i> 'Palazzo Tursi'	8
Abb.2: Blüte von <i>Camellia japonica</i> 'Contessa Lavinia Maggi'	8
Abb.3: Blüten von <i>Camellia japonica</i> 'Mathotiana'	9
Abb.4: <i>Camellia japonica</i> 'Mathotiana' ...	9
Abb.5: Blüte von <i>Camellia japonica</i> 'Maria Morren'	10
Abb.6: Blüte der <i>Pelargonium-Zonale</i> -Hybride 'A Happy Thought'	11
Abb.7: Blüten der <i>Pelargonium-Zonale</i> -Hybride 'Pink Happy Thought'	11
Abb.8: Blüten der <i>Pelargonium-Zonale</i> -Hybride 'Pink Happy Thought/!'	12
Abb.9: Blüte der <i>Pelargonium-Zonale</i> -Hybride 'Mr. Wren'	12
Abb.10: Blüten der <i>Pelargonium-Zonale</i> -Hybride 'Lednice' ...	13
Abb.11: Blüten der <i>Pelargonium-Peltatum</i> -Hybride 'Lila-Luisenhof'	13
Abb.12: Blüten der <i>Pelargonium-Peltatum</i> -Hybride LLh/2	14
Abb.13: Blüten der <i>Pelargonium-Peltatum</i> -Hybride LLh/1	14
Abb.14: <i>Phlox subulata</i> 'Striped Candy'	15
Abb.15: Blüte von <i>Rhododendron simsii</i> 'Inga'	15
Abb.16: Blüte von <i>Rhododendron simsii</i> , ungefüllt	15
Abb.17: Blüten der verwendeten 'Chimera'-Sorten von <i>Saintpaulia ionantha</i>	16
Abb.18: Blüte einer <i>Saintpaulia</i> mit Sternmuster (Name unbekannt)	17
Abb.19: Blüten der <i>Verbena</i> -Hybride 'Aphrodite'	18
Abb.20: Arbeitsschritte der Blütenflächenbestimmung mit Image P2	24
Abb.21: Ausschnitt eines Blütenblattquerschnittes...von <i>Camellia japonica</i> 'Palazzo Tursi'	25
Abb.22: Blütenblattquerschnitte ... von <i>Camellia japonica</i> 'Contessa Lavinia Maggi'	25
Abb.23: Blütenblattquerschnitt von <i>Camellia japonica</i> 'Mathotiana' ...	26
Abb.24: Blütenblattquerschnitte von <i>Camellia japonica</i> 'Mathotiana' ...	26
Abb.25: Blütenblattquerschnitt von <i>Camellia japonica</i> 'Maria Morren' ...	26
Abb.26: Blütenblattquerschnitt von <i>Myosotis</i>	27
Abb.27: L1-Perforation im Blütenblatt an <i>Pelargonium</i> PHT/GGG	28
Abb.28: Mikroskopische Aufnahme der oberen Epidermis (Blüte) an einer Perforationsstelle von PHT/GGG	28
Abb.29: Blütenblattquerschnitt von <i>Pelargonium</i> AHT	28
Abb.30: Blütenblattquerschnitt im Binnenfeld von <i>Pelargonium</i> AHT	28

Abb.31: Häufigkeitsverteilungen der Blütenblattmeßwerte der Pelargonium-Varianten AHT, PHT und PHT/1	31
Abb.32: Obere Epidermis von <i>Pelargonium</i> 'MR. Wren' ...	32
Abb.33: Blüte mit roten Sprenkeln im weißen Petalenrand bei <i>Pelargonium</i> 'Mr. Wren'	32
Abb.34: Blütenblattquerschnitt im Binnenfeldbereich von <i>Pelargonium</i> 'Mr. Wren'	33
Abb.35: L1-Reduplikation im Blütenblatt bei <i>Pelargonium</i> 'Mr. Wren'	33
Abb.36: Spontane Entmischung an <i>Pelargonium</i> 'Mr. Wren'	33
Abb.37: Blütenblattflächenanteile bei <i>Pelargonium</i> 'Mr. Wren'	34
Abb.38: Sproßvariation an <i>Pelargonium</i> 'Lednice' (Blüte)	35
Abb.39: L1-Reduplikation an <i>Pelargonium</i> 'Lednice' (Blüte)	35
Abb.40: Mikroskopische Aufnahme eines Narbenastes von <i>Pelargonium</i> 'Lednice'	35
Abb.41: Mikroskopische Aufnahme eines Narbenastes von <i>Pelargonium</i> 'Lednice', rote Variante	35
Abb.42: Epidermiszellen (Papillen) der Blütenblätter der Varianten von <i>Pelargonium</i> 'Lednice' ...	36
Abb.43: Häufigkeitsverteilungen für die Blütenmeßwerte der <i>Pelargonium</i> -LLh-Varianten	38
Abb.44: L1-Perforation an <i>Pelargonium</i> LLh/2	40
Abb.45: L1-Reduplikation an <i>Pelargonium</i> LLh/2	40
Abb.46: Blütenblattquerschnitt von <i>Pelargonium</i> LLh im Binnenfeldbereich	40
Abb.47: Obere Epidermis eines Blütenblattes von <i>Phlox</i> 'Striped Candy' ...	41
Abb.48: Obere Epidermis von <i>Rhododendron simsii</i> , ungefüllt ...	42
Abb.49: Mesophyll von <i>Rhododendron simsii</i> , ungefüllt	43
Abb.50: Blütenblattquerschnitt von <i>Rhododendron simsii</i> , unfüllt ...	43
Abb.51: Blütenblattquerschnitt von <i>Saintpaulia ionantha</i> 'Jantien'	44
Abb.52: Blütenblattquerschnitt von <i>Saintpaulia ionantha</i> im Kunststoff-Dauerpräparat	44
Abb.53: L1-Perforation in der Blüte bei <i>Saintpaulia ionantha</i> 'Mandy'	45
Abb.54: Partnerinduktion in oberer Epidermis bei dunkelblauem Sektor an <i>Saintpaulia ionantha</i> 'Mandy' ...	45
Abb.55: Partnerinduktion in oberer Epidermis bei <i>Saintpaulia ionantha</i> 'Mandy' ...	45
Abb.56: Blütenblattquerschnitt von <i>Saintpaulia ionantha</i> 'Tineke'	46
Abb.57: Obere Epidermis von <i>Saintpaulia ionantha</i> 'Amanda'	46
Abb.58: Blütenblattquerschnitt von <i>Saintpaulia ionantha</i> 'Amanda'	46
Abb.59: Blütenblattquerschnitt (nicht infiltriert) von <i>Saintpaulia</i> 'Myrthe' ...	47
Abb.60: Vergleich der Blüten des Blattstecklingsregenerates und der Ausgangspflanze von <i>Saintpaulia</i> 'Myrthe' ...	47
Abb.61: Blüten der Blattstecklingsregenerate der 'Chimera'-Sorten von <i>Saintpaulia</i>	48
Abb.62: Übersicht der Blütentypen der Sämlinge von <i>Saintpaulia ionantha</i> 'Jantien'	49

Abb.63: Übersicht der Blütentypen einiger Sämlinge von <i>Saintpaulia ionantha</i> 'Tineke'	51
Abb.64: <i>Saintpaulia</i> - <i>in vitro</i> -Regenerate aus Blütenblättern ...	52
Abb.65: Blattstecklingsregenerat einer weiß-grün gescheckten <i>in vitro</i> -Pflanze von <i>Saintpaulia ionantha</i> 'Mandy'	53
Abb.66: Laubblattquerschnitt im maculaten Bereich ... der gescheckten Pflanze von <i>Saintpaulia ionantha</i> 'Mandy' in der Aufsicht	53
Abb.67: Palisadenzellen eines maculaten Laubblattes der Geschckten Pflanze von <i>Saintpaulia ionantha</i> 'Mandy' in der Aufsicht	53
Abb.68: L1-Reduplikation im Laubblatt von <i>Saintpaulia ionantha</i> 'Mandy'	58
Abb.69: Blattquerschnitt von <i>Saintpaulia</i> 'Tineke' ...	59
Abb.70: Blattquerschnitt von weißblühendem 'Tineke'-Sämling ...	59
Abb.71: Blattquerschnitt von <i>Saintpaulia</i> 'Tineke' ...	59
Abb.72: Blattquerschnitt von weißblühendem 'Tineke'-Sämling ...	59
Abb.73: Blattstielquerschnitt von <i>Saintpaulia</i> 'Tineke'	59
Abb.74: Blattstielquerschnitt von weißblühendem 'Tineke'-Sämling ...	59
Abb.75: Blütenfarbvariationen der <i>in vitro</i> -Regenerate bei der modifikativen <i>Saintpaulia ionantha</i>	61
Abb.76: L1-Reduplikation in der Blüte bei <i>Verbena</i> 'Aphrodite'	62
Abb.77: Homohistont der L1-Komponente bei <i>Verbena</i>	62
Abb.78: Obere Epidermis mit Partnerinduktionsverlauf bei <i>Verbena</i> ...	63
Abb.79: Blütenblattquerschnitt von <i>Verbena</i> 'Aphrodite' ...	64
Abb.80: Vergleich von diploider und kolchiziniertes <i>Verbena</i> -Pflanze	64
Abb.81: Stomata der <i>Verbena</i> -Varianten bei gleicher Vergrößerung ...	65
Abb.82: Häufigkeitsverteilungen der Schließzellendaten bei den <i>Verbena</i> -Varianten	66
Abb.83: Mesophyllzellen des Blütenblattes im Bereich der Ploidiegrenze der <i>Verbena</i> -Cytochimäre (Aufsicht)	67
Abb.84: Prozentuale Blütenflächenanteile der <i>Verbena</i> -Varianten	68
Abb.85: Sproßscheitellängsschnitt im Kunststoff-Dauerpräparat der diploden <i>Verbena</i> -Pflanze	69
Abb.86: Sproßscheitellängsschnitt im Kunststoff-Dauerpräparat der Cytochimäre von <i>Verbena</i> 'Aphrodite'	69
Abb.87: Partnerinduktion in den Zellen der oberen Epidermis von <i>Viola sororia</i> ...	71
Abb.88: Schematische Darstellung des dreidimensionalen Partnerinduktionsverlaufes in einem Blütenblattquerschnitt	71
Abb.89: Laubblätter der <i>Pelargonium</i> -Zonale-Hybride 'A Happy Thought'	72
Abb.90: Laubblattquerschnitt von <i>Pelargonium</i> AHT im Induktionsbereich	72
Abb.91: Laubblattquerschnitt von <i>Pelargonium</i> AHT im Induktionsbereich ...	72
Abb.92: Schematische Darstellung der Entmischung der <i>Saintpaulia</i> -Chimäre 'Mandy' durch vegetative Vermehrung	82

Abb.93: Segregation und Chimärennachweis bei <i>Saintpaulia ionantha</i> am Beispiel der Sorte 'Jantien'	96
Abb.94: Histogenetische Konstitution und Entstehung der Varianten der <i>Pelargonium-Peltatum</i> -Hybride 'Lila-Luisenhof' (schematische Darstellung)	90
Abb.95: Histogenetische Konstitution und Entstehung der Varianten der <i>Pelargonium-Zonale</i> -Hybride 'A Happy Thought'	92
Abb.96: Entstehungsrichtung der Blütenfarben bei <i>Rhododendron simsii</i> ...	94
Abb.97: Periklinalchimärisch bedingte Musterbildung in Hinblick auf die L1-Beteiligung an der Randmesophyllbildung ...	111

Tabellenverzeichnis

Tab.1: Übersicht der wichtigsten Anthocyanidine ...	6
Tab.2: Mit der RHS Colour Chart (1995) bestimmte Blütenfarben an dem <i>Camellia</i> -Untersuchungsmaterial	10
Tab.3: Mit der RHS Colour Chart (1995) bestimmte Blütenfarben bei dem <i>Pelargonium</i> -Untersuchungsmaterial	14
Tab.4: Mit der RHS Colour Chart (1995) bestimmte Blütenfarben bei den 'Chimera'-Sorten von <i>Saintpaulia ionantha</i>	17
Tab.5: Übersicht des Phytohormonzusatzes der Kallusmediumvarianten	19
Tab.6: Nährmedium für <i>Saintpaulia ionantha</i> ...	20
Tab.7: Ergebnisse der Selbstungen der <i>Pelargonium</i> -Zonale-Hybride 'A Happy Thought'	29
Tab.8: Ergebnisse der Selbstungen der <i>Pelargonium</i> -Zonale-Hybride 'Pink Happy Thought'	29
Tab.9 : Ergebnisse der Kreuzung von <i>Pelargonium</i> PHT/1 x AHT	29
Tab.10: Ergebnisse der Kreuzung von <i>Pelargonium</i> PHT/1 x PHT	29
Tab.11: Mittelwerte und Scheffe-Test der Blütenblattmessungen an <i>Pelargonium</i> AHT, PHT, PHT/1	30
Tab.12: Ergebnisse der Selbstung von <i>Pelargonium</i> 'Lednice', rote Variante	36
Tab.13: Ergebnisse der Kreuzung von <i>Pelargonium</i> 'Lednice', rote Variante x 'Lednice'	37
Tab.14: Statistische Auswertung der Blütenblattdaten der <i>Pelargonium</i> -LLh-Varianten mit dem Scheffe-Test	38
Tab.15: Ergebnisse der Selbstung von <i>Saintpaulia ionantha</i> 'Jantien'	49
Tab.16: Aufspaltung des Merkmals Blütenfarbe bei der Selbstung von <i>Saintpaulia ionantha</i> 'Jantien'	50
Tab.17: Aufspaltung des Merkmals Blütenfüllung bei der Selbstung von <i>Saintpaulia ionantha</i> 'Jantien'	50
Tab.18: Aufspaltung des Merkmals Blütenfarbe bei der Selbstung von <i>Saintpaulia ionantha</i> 'Tineke'	51
Tab.19: Übersicht der Ergebnisse der <i>in vitro</i> -Regeneration aus Blütenblättern von <i>Saintpaulia ionantha</i> 'Jantien', 'Mandy' und 'Tineke'	54
Tab.20: Charakterisierung des Phänotypes der Laubblätter der 'Chimera'-Sorten von <i>Saintpaulia ionantha</i> und ihrer Regenerate	61
Tab.21: Übersicht der Anthocyanverteilung in Laubblattgeweben der 'Chimera'-Sorten von <i>Saintpaulia ionantha</i> und ihrer Regenerate	63
Tab.22: Ergebnisse der <i>in vitro</i> -Regeneration von <i>Saintpaulia ionantha</i> (modifikativ)	60
Tab.23: Übersicht der <i>in vitro</i> -Regeneration der <i>Verbena</i> -Hybride 'Aphrodite'	63

Tab.24: Ergebnisse der Epidermisuntersuchungen an einer kolchizinierten <i>Verbena</i> -Pflanze und dem diploiden Vergleichsklon	65
Tab.25: Blütenflächenanteile der <i>Verbena</i> -Varianten	68
Tab.26: Übersicht der Anthocyanverteilung in den Blütenblättern ausgewählter Pflanzenarten	80
Tab.27: Mustergene bei <i>Pelargonium-Zonale</i> -Hybriden ...	76
Tab.28: Einteilung der Laubblattmerkmale bei <i>Saintpaulia ionantha</i> ...	82
Tab.29: 'Fünf-Gene-Modell' und Blütenpigmente bei <i>Saintpaulia</i> ...	83
Tab.30: Vererbungsmodus der Blütenmerkmale bei <i>Saintpaulia ionantha</i> ...	84
Tab.31: Übersicht der Entstehung der chimärisch bedingten Sternmustertypen oder Blüten mit andersfarbigem Blütenrand	100

Abkürzungsverzeichnis

BAP	6-Benzylaminopurine
PVP	Polyvinylpyrrolidon
IES (IAA)	3-Indolessigsäure
L1/L2/L3	Bezeichnung der Sproßscheitelschichten von außen nach innen (L=Layer)
AHT	<i>Pelargonium</i> ‘A Happy Thought’
PHT	<i>Pelargonium</i> ‘Pink Happy Thought’
PHT/1	<i>Pelargonium</i> ‘Pink Happy Thought’, hellrosa Variante
Lh	<i>Pelargonium</i> ‘Luisenhof’
RLh	<i>Pelargonium</i> ‘Rote Luisenhof’
LLh	<i>Pelargonium</i> ‘Lila-Luisenhof’
LLh/1	<i>Pelargonium</i> ‘Lila-Luisenhof’, helllila Variante
LLh/2	<i>Pelargonium</i> ‘Lila-Luisenhof’, Variante mit schmalen Petalen
VdP	<i>Pelargonium</i> ‘Ville de Paris’
WK	Weißkernform
WR	Weißrandform
G	Grün
W	Weiß

1 Einleitung

1.1 Chimärentheorie, Sternblütenmuster und Partnerinduktion

Das Phänomen der Chimärenbildung durch Pfropfung wie bei + *Laburnocytisus adamii* (POIT.) SCHNEID. und + *Crataegomespilus* SIMON-LOUIS (beschrieben bei WINKLER, 1913) oder durch *Mutation*/Knospenvariation ist seit dem 19. Jahrhundert intensiver bekannt (CRAMER, 1907), auch wenn es erst Anfang unseres Jahrhunderts interpretiert und theoretisch begründet wurde. WINKLER prägte 1907 als erster den Begriff der ‘pflanzlichen Chimäre’ in Anlehnung an die griechische Mythologie für eine Pflanze, die in seinen Experimenten durch einen Sproß aus dem Verwachsungsgewebe der Pfropfung von *Lycopersicon lycopersicum* (L.) KARST. ex FARW. (*Solanum lycopersicum* L.) auf *Solanum nigrum* L. entstand und eine sektorale Teilung in beide Partner aufwies.

BAUR entwickelte 1908/09 den Begriff der Chimäre anhand von Untersuchungen an *Pelargonium zonale* (L.) L’HERIT. ex AIT. weiter und unterschied in Sektorial- und Periklinalchimären. JØRGENSEN (JØRGENSEN & CRANE, 1927) erweiterte diese Einteilung und fügte die Definition der ‘Meriklinalchimäre’ hinzu. Sektorialchimären sind gekennzeichnet durch eine genetische Veränderung in einem Sektor durch alle Sproßscheitelschichten, währenddessen bei Meriklinalchimären die Veränderung in dem Sektor von mindestens einer (aber nicht in allen) Sproßscheitelschicht(en) manifestiert ist.

Bis heute wird die Unterteilung der Chimären in Periklinal-, Sektorial- und Meriklinalchimären beibehalten. Meriklinal- und Sektorialchimären stellen histogenetisch instabile Zustände dar (JØRGENSEN & CRANE, 1927). Aus ihnen können durch Entmischungs- und Umlagerungsvorgänge Periklinalchimären entstehen. Periklinalchimären sind aus genetisch verschiedenen Geweben aufgebaut, die konzentrisch übereinander liegen. Die unterschiedlichen Schichten sind relativ stabil im Sproßscheitel angeordnet, jedoch können durch spontanen oder induzierten Schichtendurchbruch (layer-perforation), Schichtenaustausch (layer-translocation) bzw. durch spontane oder induzierte Schichtenverdopplung (layer-reduplication) Umlagerungen der Scheitelschichten stattfinden (BERGANN & BERGANN, 1962; POHLHEIM, 1982, 1986).

Je nach Lage der genetisch verschiedenen Sproßscheitelschichten können die Periklinalchimären in Ekto- und Mesochimären (WINKLER, 1935) unterschieden werden. Als weitere Kategorie sind hier noch die Trichimären zu erwähnen, bei denen drei Sproßscheitelschichten sich in ihrer genetischen Konstitution voneinander unterscheiden (BERGANN & BERGANN, 1960). Trichimären existier(t)en unter anderem bei *Datura* L.

(SATINA *et al.*, 1940) *Euphorbia pulcherrima* WILLD. (BERGANN & BERGANN, 1960; BERGANN, 1961 a), *Dracaena deremensis* (N. E. BR.) ENGL. (POHLHEIM, 1982), *Pelargonium-Zonale*-Hybriden (BERGANN & BERGANN, 1959) und *Pelargonium-Peltatum*-Hybriden (POHLHEIM & PLASCHIL, 1993). Theoretisch sind bei Pflanzenarten mit mehr als drei Schichten im Sproßscheitel, so z.B. bei *Schefflera arboricola* HAYATA, auch Tetrachimären möglich (POHLHEIM, 1982; POHLHEIM & RASHID, 1994), in der Praxis wurden sie aber bisher noch nicht gefunden.

Chimärische Pflanzen, auffällig durch Blattmuster, Blütenblattmuster sowie häufige Knospenvariation sind als gärtnerische Kulturen von Interesse und waren bzw. sind häufig Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen in der Züchtungsforschung. Chimären eignen sich durch Markierung der Gewebe im Laub- und/oder Blütenblatt (z.B. Plastiden-, Anthocyandefekt) als Modellobjekt in der Züchtung und Züchtungsforschung, so z.B. zu Untersuchungen des Aufbaus von Sproßscheiteln, zu Untersuchungen des Anteils der genetisch verschiedenen Sproßscheitelschichten an der Gewebebildung in pflanzlichen Organen (WINKLER, 1913), zu Kreuzungsexperimenten (u.a. Plastidenvererbung) (BAUR, 1908/09), zu Regenerationsversuchen *in vivo* und *in vitro* (Eine-Zelle-ein-Scheitel-Theorie, NAYLOR & JOHNSON, 1937).

Arbeiten zu Laubblattmustern chimärischen Ursprungs an mono- und dikotylen Pflanzen sind in der Vergangenheit und Gegenwart zahlreich erschienen. Weniger Beachtung findet hingegen die Tatsache, daß auch Blütenfarbmuster verschiedener Gattungen chimärisch bedingt sein können. So gibt es sternmusterblütige Sorten von *Camellia* L. und *Pelargonium* L'HERIT. *ex* AIT. schon seit dem vergangenen Jahrhundert, ohne daß die Ursachen dieser Erscheinung bekannt gewesen wären. Einige Untersuchungen zu dieser Thematik, manchmal jedoch unter anderen Problemstellungen, wurden in der Vergangenheit vorgenommen. BATESON (1926) und CHITTENDEN (1927) führten Analysen bei der *Myosotis*-Sorte 'Stern von Zürich' durch, die in der Mitte der blauen Petalen weiße Streifen aufwies. In der Literatur wurde auf die Entstehung des periklinalchimärischen *Rhododendron simsii* PLANCH. 'Varvaeneanum' verwiesen, der gemusterte Blütenblätter besitzt (HJELMQUIST, 1944). Bei den Folgesorten von 'Varvaeneanum' besteht ebenfalls diese typische Musterung.

FARESTVEIT (1968) führte Untersuchungen an *Dianthus caryophyllus* L. durch, um über Bestrahlungsexperimente die chimärische Blütenstruktur an einer Vielzahl von Nelkensorten nachzuweisen, jedoch handelte es sich in diesen Fällen um Periklinalchimären ohne Sternmusterung der Petalen. Ähnliche Versuche an *Dianthus* wurden von SAWAGA &

MEHLQUIST (1957) und PEREAU-LEROY (1974) vorgenommen.

Bei POHLHEIM (1980) entstanden nach NMH-Behandlung an *Saintpaulia ionantha* H. WENDL. Pflanzen mit gemusterten Blüten, deren Petalen im Randbereich heller gefärbt waren, jedoch erfaßte diese Zone nicht den gesamten Kronzipfelrand. Im Verlauf weiterer Untersuchungen wies POHLHEIM nach, daß dieses Muster an *Saintpaulia* chimärisch bedingt und durch das Wirken der Partnerinduktion entstanden war. MAATSCH soll bereits um 1960 eine *Saintpaulia*-Variante mit zweifarbigen Sternmusterblüten gefunden haben (BERGANN, unveröfftl.). LINEBERGER & DRUCKENBROD (1985) führten anatomische Untersuchungen und *in vitro*-Regenerationsversuche an drei sternblütigen Sorten von *Saintpaulia ionantha* durch. Ergebnisse weiterführender Forschungen zu dieser Problematik an *Saintpaulia* wurden 1988 von PEARY *et al.* veröffentlicht.

Arbeiten an einer *Petunia hybrida* Hort. mit Sternmusterblüten, bei denen mit unterschiedlicher Methodik der Chimärenachweis erbracht wurde, publizierten POHLHEIM & OLBRICHT (1995).

Ausgehend von der Kenntnis, daß Sternmuster an Blüten in vielen Pflanzengattungen existieren und diese aufgrund ihrer Attraktivität für den Zierpflanzenbau von Interesse sind, sollten in vergleichenden Untersuchungen an *Camellia* L., *Myosotis* L., *Pelargonium*, *Phlox* L., *Rhododendron* L., *Saintpaulia* H. WENDL. und *Verbena* L. die Ursachen der Musterungen analysiert werden. Musterungen an Blüten können bekannterweise durch Infektion, Mustergene, instabile Genzustände und anatomisch oder umweltbedingte Modifikationen entstehen, aber auch chimärischen Ursprungs sein. Schwerpunkt dieser Arbeit ist es, den Nachweis für histogenetisch bedingte Sternmusterungen in der Petalenfärbung für die oben genannten Gattungen zu erbringen, die Farbstoffverteilung in den Petalen zu analysieren sowie Gemeinsamkeiten und Unterschiede in der Musterbildung herauszustellen. Für die Untersuchungen am Blütenblatt sind unter Beachtung der bekannten Voraussetzungen chimärisch bedingter Sternmuster von Petalen (RÖSSEL, 1990) folgende Kriterien zu prüfen:

1. Sind die L1- und L2-bürtigen Gewebe der Petalen genetisch verschieden und in welchem von beiden liegt eine Farbstoffdefektmutation vor?
2. Wird der Blütenfarbstoff in L1-bürtigem und/oder in L2-bürtigem Gewebe gebildet?
3. Ist die L1 in der Lage, neben epidermalem Gewebe auch einen Teil des Mesophylls der Petalen zu bilden?
4. Findet zwischen den Geweben eine Partnerinduktion statt und wie wirkt sie?

Als Partnerinduktion werden ‘interzelluläre Genwirkungen’ bezeichnet (BERGANN, 1961 b, 1962; POHLHEIM & RÖSSEL, 1989; RÖSSEL, 1990), die auftreten können, wenn genetisch unterschiedliche Gewebe in direktem Kontakt stehen, wie z.B. bei Periklinalchimären. Zwei verschiedene Wirkungsrichtungen der Partnerinduktion werden voneinander abgegrenzt (POHLHEIM & RÖSSEL, 1989; RÖSSEL, 1990):

- I. **Hemmwirkung** des genetisch defekten Partners auf den unmutierten Partner bei der Merkmalsausbildung (Bleichwirkung im Laubblatt bei der *Pelargonium-Zonale*-Hybride ‘A Happy Thought’ (BERGANN, 1961 b, 1962; POHLHEIM & RÖSSEL, 1989))
- II. **Kompensationswirkung** des genetisch intakten Partners auf den mutierten Partner bei der Merkmalsausbildung (Kompensation des Anthocyandefekts des L1-bürtigen Gewebes im Blütenblattbinnenfeld bei der *Pelargonium-Zonale*-Hybride ‘Rosa Liebling’ (POHLHEIM & RÖSSEL, 1989; RÖSSEL, 1990))

Im Einklang mit den Kriterien für die Blütenblattanalysen sollen weitere Fragen überprüft werden:

5. Ist eine Segregation (Entmischung) in die genetisch verschiedenen Sproßscheitelschichten und damit die Etablierung von Homohistonten möglich; welche Methoden lassen sich anwenden?
6. Finden spontane Umlagerungsprozesse an den Pflanzen statt; wenn ja, in welcher Art und Weise?
7. Lassen sich die Sproßscheitelschichten und ihre Gewebe doppelt markieren bzw. Cytochimären induzieren?

Bei pflanzlichen Chimären vereinfacht die ‘doppelte Markierung’ einzelner Sproßscheitelschichten die Analyse des histologischen Ursprungs von Geweben und der Differenzierungsprozesse von Organen sowie der Abstammung von vegetativen Regeneraten. Das Prinzip der ‘doppelten Markierung’ wurde erstmalig von PEREAU-LEROY (1974) bei den Bestrahlungsversuchen an *Dianthus caryophyllus* L. angewandt. Farbmarkierte Scheitelschichten (anthocyandefekt/anthocyanintakt) erhielten durch Kolchizinierung eine zusätzliche Ploidiemarkierung. Die Segregation der markierten

Merkmale erfolgte nach der Bestrahlung gekoppelt und erbrachte damit den Chimärennachweis für das Pflanzenmaterial. Eine andere Art der 'doppelten Markierung' ist die Kombination von Chlorophyll- und Anthocyandefekt, wie sie PEARY *et al.* (1988) als Analyseprinzip für den Nachweis von Chimären bei *Saintpaulia ionantha* H. WENDL. nutzten. Mit 'Candy Lou' stand eine Sorte zur Verfügung, die sowohl variegated Laubblätter als auch Sternmusterblüten besaß. Ziel der Versuche war es, ebenfalls eine gekoppelte Entmischung der Laub- und Blütenblattmarkierungen (auf vegetativem Weg) zu erreichen. *In vitro*-Regenerate zeigten wieder variegated Laubblätter, aber überwiegend monochromatische Blüten. Daraus leiteten die Autoren ab, daß nur das Blütenmuster von 'Candy Lou' chimärisch bedingt war.

Zur 'doppelten Markierung' erweist sich die zusätzliche Polyploidisierung von Sproßscheitelschichten an Periklinalchimären mit Chlorophyll- oder Anthocyandefekten durch Kolchizinapplikation (Induktion von Ploidiechimären bzw. Cytochimären (SATINA *et al.*, 1940)) als besonders gut geeignet (POHLHEIM & RÖSSEL, 1989; RÖSSEL, 1990). Anhand der Ploidiemarkierung sind Untersuchungen der mutierten Sproßscheitelschichten und deren Gewebe schon in frühen Entwicklungsstadien möglich.

1.2 Blütenfarbstoffe

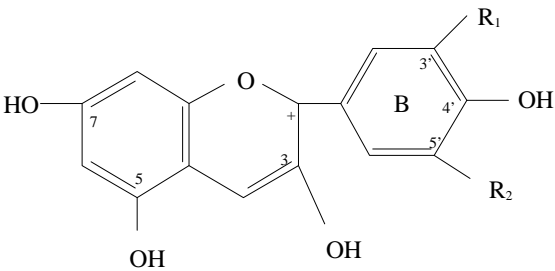
Bei den in der Arbeit dargestellten Blütenblattuntersuchungen des Pflanzenmaterials stehen die Analyse der Farbstoffverteilung in den Petalen sowie die Wirkungen zwischen den Geweben betreffs der Farbstoffbildung (Partnerinduktion) im Vordergrund. Dabei wird nur das Vorhandensein von Farbstoff in den einzelnen Geweben angegeben und die Einteilung in anthocyanintakt bzw. anthocyandefekt vorgenommen. Eine genaue Klassifizierung der Blütenpigmente erfolgt nicht, aber die Entstehung der Blütenfarben soll im Folgenden kurz Berücksichtigung finden.

Flavonoide sind die wesentlichen Blütenpigmente zur Bildung der Blütenfarben Rot bis Violett. Aurone und Chalcone führen zu gelbgefärbten Blüten, jedoch entstehen die Blütenfarben Gelb und Orange hauptsächlich durch Karotinoide.

Zu den Flavonoiden zählen Flavone, Flavonole und Anthocyanidine. Während Flavone und Flavonole die Pigmentierung indirekt beeinflussen, sind Anthocyanidine direkt für die Blütenfarbstoffbildung verantwortlich (MARTIN & GERATS, 1993).

Die Anthocyanidine Pelargonidin (Orange, Lachsfarben), Cyanidin (Rot), Päonidin (Rot), Delphinidin (Purpur bis Blau), Petunidin und Malvidin (Purpurrot) kommen am häufigsten vor (Tab.1). Weiße Blüten enthalten oft in ihrem Zellsaft Leukanthocyanidine, farblose Modifikationen der Anthocyanidine (v. DENFFER, 1983).

Tab.1:Übersicht der wichtigsten Anthocyanidine nach WIERING & DE VLAMING (1984)

Chemische Formel	Anthocyanidin	R1	R2
	Pelargonidin (Pg)	H	H
	Cyanidin (Cy)	OH	H
	Päonidin (Pn)	OHC ₃	H
	Delphinidin (Dp)	OH	OH
	Petunidin (Pt)	OHC ₃	OH
	Malvidin (Mv)	OHC ₃	OHC ₃

Aus den Anthocyanidinen (Anthocyan-Aglycon) werden mit einer Zuckerkomponente (Glukose, Galaktose oder Rhamnose) die Anthocyane gebildet. Durch die Glykolisierung erhöht sich die Stabilität der Anthocyanidine. Der Zuckerteil führt auch zu einer größeren Löslichkeit (SWAIN *et al.*, 1976) und verhindert wahrscheinlich das Auslaufen der Anthocyanidine aus der Vakuole (MARTY *et al.*, 1980). Die Anthocyane befinden sich ausschließlich in den Vakuolen (SWAIN *et al.*, 1976; WAGNER, 1979).

Das Verhältnis zwischen den verschiedenen Anthocyanidinen entscheidet die Ausprägung der Blütenfarbe. Außerdem beeinflussen Kopigmente (u.a. Flavone und Flavonole), andere Pigmente (z.B. Aurone und Karotinoide), Metallionen (Bildung von Chelat-Komplexen) und der pH-Wert der Vakuolen die Blütenfarbe (MARTIN & GERATS, 1993).

Mutationen, die frühe Stufen der Farbstoff-Biosynthese betreffen, führen zu farbstofffreiem Gewebe, währenddessen die Blockierung späterer Stufen in Veränderungen der Anthocyane resultiert. Gleichfalls können Mutationen zu einer Steigerung oder Abschwächung bzw. zur modifizierten Verteilung der Flavonoid-Produktion in der Blüte führen (MARTIN & GERATS, 1993). Darüber hinaus ist es möglich, daß Mutationen indirekt die Blütenfarbe verändern, so durch Modifikation anderer Metabolismen wie z.B. der von Karotinoiden oder durch die Modifikation der physiochemischen Bedingungen der Vakuole, wo die Anthocyanidine akkumuliert werden (HARBORNE, 1962).

Einen Einfluß auf die Regulation der Anthocyan-Biosynthese besitzt auch der Faktor Licht. Drei Typen der Photoreaktion sind bekannt: die Phytochrom-Reaktion, die Reaktion auf blaues Licht und die Reaktion auf UV-B-Licht, obwohl es bisher nicht sicher ist, ob drei unabhängige Photorezeptoren beteiligt sind. Generell läßt sich einschätzen, daß der Einfluß

des Lichtes auf die Expression der Biosynthese-Gene von vollständiger Lichtabhängigkeit bis zur Lichtunabhängigkeit variieren kann. Der Beitrag des Lichtes zu der Anthocyan-Biosynthese kann von Pflanzenart zu Pflanzenart, von Gewebe zu Gewebe und von Gen zu Gen verschieden sein (MARTIN & GERATS, 1993).

Im Zusammenhang mit dem Lichteinfluß auf die Anthocyanbildung ist noch auf ein mögliches gekoppeltes Wirken mit der Temperatur hinzuweisen. Häufig verblassen Blütenfarben bei geringer Lichtintensität und höheren Temperaturen, da der Kohlenhydratstoffwechsel ungünstig beeinflusst wird (RÜNGER, 1976).

Einen anderen Aspekt der Blütenfarbstoffbildung stellt das Entstehen neuer Blütenfarben durch die Chimärenbildung (PEREAU-LEROY, 1974) und die Partnerinduktion BERGANN, 1961 b, 1962; POHLHEIM & RÖSSEL, 1989; RÖSSEL, 1990) dar.

Analysen zur Anthocyan-Biosynthese bei *Pelargonium-Zonale*-Hybriden führten HASSENPFUG & FORKMANN (1995) durch. Nach ihren Erkenntnissen können bis zu sechs der häufigsten Anthocyanidine (Pelargonidin, Cyanidin, Päonidin, Delphinidin, Petunidin, Malvidin) gleichzeitig in *Pelargonium* vorkommen. Cyanidin wurde am häufigsten gefunden, Pelargonidin war dagegen quantitativ am stärksten vertreten. Außer den Anthocyanidinen wurden das Flavanon Naringenin, die Dihydroflavonole Dihydroquercetin und Dihydromyricetin sowie die Flavonole Kämpferol und Quercetin in Blütenknospen bzw. Blütenblättern nachgewiesen.

Bei *Rhododendron simsii* PLANCH. analysierte DE LOOSE (1970) die Blütenpigmente. Er wies die Anthocyanidine Cyanidin, Päonidin und Malvidin sowie die Flavonole Quercetin, Myricetin und Azaleatin nach. Weiterhin fand DE LOOSE heraus, daß das Verhältnis zwischen Anthocyanidinen und Flavonolen, die Pigmentkonzentration und die Zuckerkomponente der Anthocyanidine neben der Pigmentart maßgeblich für bestimmte Blütenfarben verantwortlich sind.

Blütenpigmentbestimmungen bei *Saintpaulia ionantha* wurden von KHOKHAR *et al.* (1982) und SMITH (1990 a-c, 1991 a/b) vorgenommen. Das Vorkommen der Anthocyanidine Pelargonidin, Päonidin, Malvidin, von Flavonolen sowie von Chlorophyll und Karotinoiden ließ sich belegen (vgl. Kap. 4.2.) Unterschiede in der Zuckerkomponente der Anthocyane führen dabei zu verschiedenen Blütenfarben.

2 Material und Methoden

2.1 Pflanzenmaterial

Für die Untersuchungen zur histogenetisch bedingten Sternmusterbildung von Petalen wurden verschiedene Sorten der Gattungen *Camellia* L., *Myosotis* L., *Pelargonium* L'HERIT. ex AIT., *Phlox* L., *Rhododendron* L., *Saintpaulia* H. WENDL. und *Verbena* L. genutzt, die unter anderem von PROF. F. POHLHEIM, DR. R. BIELE, DR. H. GRÜNEBERG und Diplom-Gartenbauingenieur K. OLBRICHT zur Verfügung gestellt wurden.

2.1.1 Gattung *Camellia* L.

Camellia japonica L., die aus Japan, Korea, Taiwan und von den Riukiu-Inseln stammt, gehört zur Familie der *Theaceae*. 1739 kam die erste Kamelie nach Europa (England), die älteste lebende Kamelie Europas (1770) ist in Dresden zu finden.

Es wurden die Sorten 'Palazzo Tursi', 'Contessa Lavinia Maggi', 'Maria Morren' und 'Mathotiana' der Art *Camellia japonica* L. untersucht. '**Palazzo Tursi**' besitzt gefüllte, rote Blüten (Abb.1). *Camellia japonica* '**Contessa Lavinia Maggi**' ist eine italienische Kameliensorte des 19. Jahrhunderts mit gefüllten Blüten (FISCHER, 1989). Der Rand der Blütenblätter ist weiß, das Binnenfeld ist rosa. Auf den Blütenblättern erscheinen unregelmäßig rote Streifen, sowohl im Rand- als auch im Binnenbereich (Abb.2). An 'Contessa Lavinia Maggi' traten rote Sports auf, die als 'Contessa Lavinia Maggi Rosea' in das Sortiment eingeführt wurden. Der rote Sport repräsentiert wahrscheinlich die Ausgangsform von 'Contessa Lavinia Maggi' (TRESEDER & HYAMS, 1975).



Abb.1: Blüte von *Camellia japonica* 'Palazzo Tursi'



Abb.2: Blüte von *Camellia japonica* 'Contessa Lavinia Maggi'

Die heute als *Camellia japonica* ‘**Mathotiana**’ bezeichnete Sorte entspricht nicht mehr der originalen, europäischen Sorte mit diesem Namen. Es wird angenommen, daß es sich bei der heutigen ‘Mathotiana’ um eine amerikanische Sorte handelt, die 1840 eingeführt und möglicherweise falsch beschriftet wurde (MACOBY, 1984). Außerdem entstanden im Laufe der Zeit mehrere Farbvarianten von ‘Mathotiana’, die mit einem Zusatz unter dem gleichen Namen geführt werden, z.B. ‘Mathotiana Rosea’ (NOBLE & GRAHAM, 1976).



Abb.3: Blüten von *Camellia japonica* ‘Mathotiana’

Eine für die Untersuchungen unter dem Namen ‘Mathotiana’ verwendete Kamelie besaß gefüllte weiße Blüten mit unterschiedlich großen roten und rosafarbenen Streifen auf den weißen Petalen oder völlig gefärbten Blütenblättern. Es traten auch einheitlich rote Blüten auf (Abb.3, Abb.4). Wahrscheinlich handelt es sich bei der vorliegenden Form um ‘Mathotiana Special’ oder ‘Mathotiana Supreme var.’ (NOBLE & GRAHAM, 1976).



Abb.4: *Camellia japonica* ‘Mathotiana’; links: variegated Blüte, rechts: rote Blüte



Abb.5: Blüte von *Camellia japonica*
'Maria Morren'

‘**Maria Morren**’ trägt weiße gefüllte Blüten, auf deren Petalen über den gesamten Bereich unregelmäßig hellrosa Streifen auftreten (Abb.5).

Mit der RHS Colour Chart (1995) wurden die Blütenfarben der *Camellia*-Sorten bestimmt, sie sind in der Tabelle 2 (Tab.2) aufgelistet.

Tab.2: Mit der RHS Colour Chart (1995) bestimmte Blütenfarben an dem *Camellia*-Untersuchungsmaterial

‘Contessa Lavinia Maggi’		‘Maria Morren’		‘Mathotiana’		‘Palazzo Tursi’	
Weiß		Weiß		Weiß		Rot	46 B
Hellrosa	55 B	Rosa	55 B	Hellrosa	55 A		
Dunkelrosa	58 C			Dunkelrosa	63 C		
				Rot	52 A		

2.1.2 Gattung *Myosotis* L.

Die Gattung *Myosotis* L. (Vergißmeinnicht) gehört zur Familie der *Boraginaceae*. Der Name *Myosotis* entstammt der griechischen Sprache und bedeutet ‘Mäuseöhrchen’.

In der Literatur (MOLL, 1915; BATESON, 1926) wurde von sternblütigen *Myosotis alpestris* F. W. SCHMIDT (‘Stern von Zürich’ und ‘Weirleigh Surprise’) berichtet. Da diese Sorten nicht auffindbar waren, wurde ein ähnliches Modellobjekt dieser Gattung gesucht. Am Wildstandort in Österreich (Pöllatal) konnten 1994 Exemplare und Samenstände von *Myosotis scorpioides* L. em. HILL. (Sumpf-Vergißmeinnicht) entnommen werden. Da die blauen Blüten dieser Pflanzen innen helle Streifen zeigten, erschienen sie für die Analysen geeignet.

Myosotis scorpioides, beheimatet an feuchten Standorten Europas und Sibiriens, ist eine ausdauernde Pflanze mit einer langgliedrigen, weit kriechenden Grundachse und aufsteigenden oder aufrechten Sprossen. Blüten von *Myosotis scorpioides* sind in wickelartigen, später verlängerten und lockeren Trauben angeordnet (PAREY, 1960). Wegen der kriechenden Grundachse könnten sich chimärische Muster an *Myosotis scorpioides* gut vegetativ erhalten lassen.

2.1.3 Gattung *Pelargonium* L'HERIT. ex AIT.

Innerhalb dieser Gattung wurden Vertreter der zwei bedeutendsten, kultivierten *Pelargonium*-Hybridgruppen, *Pelargonium*-Zonale-Hybriden und *Pelargonium*-Peltatum-Hybriden, untersucht. Sie gehören zur Familie der *Geraniaceae* und haben ihre Heimat in Südafrika. Heutige *Pelargonium*-Peltatum-Hybriden sind auf mehrere Ursprungsarten zurückzuführen. Dabei wird angenommen, daß sie aus Kreuzungen von *Pelargonium peltatum* (L.) L'HERIT. ex AIT. und verschiedenen Arten des Subgenus *Ciconium* wie z.B. *P. zonale* (L.) L'HERIT. ex AIT., *P. inquinans* (L.) L'HERIT. ex AIT., *P. hybridum* hervorgegangen sind (CLIFFORD, 1970). Jedoch können *Pelargonium peltatum* und *Pelargonium lateripes* als wesentliche Ursprungsarten angesehen werden, da sich die Merkmale beider Arten mit unterschiedlicher Ausprägung bei den Kulturvarianten zeigen (RUPPRECHT & MIEßNER, 1985; GUGENHAN, 1981). An der Entstehung von *Pelargonium*-Zonale-Hybriden sind *Pelargonium zonale* (L.) L'HERIT. ex AIT. und *Pelargonium inquinans* (L.) L'HERIT. ex AIT. beteiligt, wobei die Behaarung des Laubblattes und die Größe der Korolla mehr auf *P. inquinans*, die Anzahl der Blüten aber mehr auf *P. zonale* zurückgehen (KNUTH & ENGLER, 1912).

Untersuchungsobjekt bei den *Pelargonium*-Zonale-Hybriden war die '**A Happy Thought**'-Sortengruppe. '**A Happy Thought**' (AHT) ist eine rote, einfachblühende, diploide Pelargonie (Abb.6) mit weiß-grünem Laubblatt (Weißkernperiklinalchimäre-GGW), die 1877 in Großbritannien von LYNES eingeführt wurde (CLARK, 1988). An AHT entstand durch vermutlich spontane Mutation eine neue Blütenfarbform mit hellrosa Blütenblattrand und kräftig rosafarbener Blütenblattmitte (Abb.7), die unter dem Namen '**Pink Happy Thought**' (PHT) im Sortiment geführt wird (CLIFFORD, 1970). Das genaue Entstehungsjahr von PHT wurde nicht angegeben, aber PHT wird schon bei WOOD (1966) erwähnt. Sowohl bei AHT als auch bei PHT gibt es eine Variante mit völlig grünem Laubblatt.

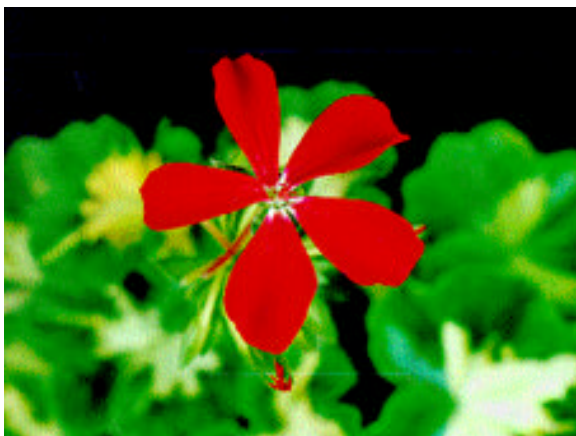


Abb.6: Blüte der *Pelargonium*-Zonale-Hybride 'A Happy Thought'



Abb.7: Blüten der *Pelargonium*-Zonale-Hybride 'Pink Happy Thought'



Abb.8: Blüten der *Pelargonium-Zonale*-Hybride ‘Pink Happy Thought’/1

Von PHT existiert nach spontanem Auftreten zusätzlich eine Blütenvariante mit einheitlich hellrosa Blütenfarbe und grünem Laubblatt, die in der Arbeit als PHT/1 bezeichnet wird (Abb.8).



Abb.9: Blüte der *Pelargonium-Zonale*-Hybride ‘Mr. Wren’

Die *Pelargonium-Zonale*-Hybride ‘**Mr. Wren**’ ist eine amerikanische Sorte (diploid) mit weißen Blütenblatträndern und davon scharf abgegrenztem roten Binnenfeld (Abb.9), die in Conn (Kalifornien) im Garten eines Mr. Wren gefunden wurde (CLIFFORD, 1970).

Zu vergleichenden Untersuchungen wurde eine mit Sortennamen unbekannte, aus Lednice stammende, *Pelargonium-Zonale*-Hybride herangezogen, die im folgenden mit ‘**Lednice**’ benannt wird. Sie hat keine Sternmusterblüten, die Petalenform dient jedoch als analoges Beispiel. ‘Lednice’ besitzt lachsfarbene Blüten (RHS: 44 D) mit gezackten Petalenrändern (Abb.10). Spontan entstand an ‘Lednice’ eine Form mit verändertem Laubblatt und roten Blüten mit normalem, glatten Rand (Abb.10), die als ‘Lednice’, rote Variante (RHS: 40 A) bezeichnet wird. Verglichen mit Beschreibungen und Abbildungen könnte es sich bei ‘Lednice’ um die Sorte ‘Skelly’s Pride’ handeln, die von ‘Flame’ (rot) abstammen soll und häufig wieder die rote Variante zeigt (CLIFFORD, 1970).



Abb.10: Blüten der *Pelargonium-Zonale-Hybride* 'Lednice'; links: Ausgangsform, rechts: rote Variante

Von den *Pelargonium-Peltatum*-Hybriden wurde die **Sortengruppe 'Ville de Paris' (VdP)** ausgewählt. Durch spontane und induzierte Mutation entstanden in verschiedenen Gartenbaufirmen unabhängig voneinander verschiedene Blütenfarbvarianten von 'Ville de Paris', einer französischen Sorte des 19. Jahrhunderts.

Besonders von Interesse ist hierbei die Sorte 'Lila-Luisenhof' (Syn. 'Lila Cascade', 'Lila Balcon') und ihre Sports. '**Lila-Luisenhof**' (LLh) hat lila Blüten mit einem helllila Petalenrand und einer etwas intensiver lilagefärbten Petalenmitte (Abb.11), das Laubblatt



ist grün. Von LLh liegt eine Form mit Weißkernblättern (Chlorophylldefekt in L3) vor. Weiterhin existieren eine Variante mit schmalen Blütenblättern (LLh/2) (Abb.12), die im Sternmuster LLh gleicht (aber einen weißen 'Schlund' besitzt) und eine Variante (LLh/1) mit völlig helllila Petalen (L1-Reduplikation) und grünem Laubblatt (Abb.13).

Abb.11: Blüten der *Pelargonium-Peltatum*-Hybride 'Lila-Luisenhof'



Abb.12: Blüten der *Pelargonium-Peltatum*-Hybride LLh/2



Abb.13: Blüten der *Pelargonium-Peltatum*-Hybride LLh/1

Tab.3: Mit der RHS Colour Chart (1995) bestimmte Blütenfarben bei dem *Pelargonium*-Untersuchungsmaterial

Sorte	Petalenrand		Petalenmitte	
‘A Happy Thought’	Rot	46 C	Rot	46 C
‘Pink Happy Thought’	Hellrosa	57 D	Pink	57 C
‘Pink Happy Thought’/1	Hellrosa	57 D	Hellrosa	57 D
‘Mr. Wren’	Weiß		Rot	40 A
‘Lednice’	Lachsfarben	43 C	Lachsfarben	43 C
‘Lednice’/rote Variante	Rot	43 B	Rot	43 B
‘Lila-Luisenhof’	Helllila	66 D	Lila	66 C
‘Lila-Luisenhof’/1	Helllila	66 D	Helllila	66 D
‘Lila-Luisenhof’/2	Helllila	66 D	Lila	66 C

2.1.4 *Phlox subulata* L.



Abb.14: *Phlox subulata* 'Striped Candy'

Phlox subulata L. zählt zu der Familie *Polemoniaceae*. Von der Art *Phlox subulata* (Moosphlox) stand die Sorte 'Striped Candy' (Syn. 'Mikado'), die aus Tasmanien oder Japan stammt (FUCHS, 1994), zur Verfügung. Sie besitzt ein Sternblütenmuster mit einer rosa Blütenblattmitte (RHS: 74 D) und weißen Blütenblatträndern (Abb.14).

2.1.5 Gattung *Rhododendron* L.

Eine der bekanntesten Topfpflanzen Europas ist *Rhododendron simsii* PLANCH., der zur Familie *Ericaceae* gehört. Diese Art stammt aus Ostasien.

Rhododendron simsii 'Inga' (Abb.15), dessen Blüten ein Sternmuster (weiß/rosa) besitzen und zwei weitere, mit dem Sortennamen unbekannte, sternmusterblütige weiß-rosafarbene *Rhododendron simsii* (Abb.16) sowie eine rotblühende Sorte (Name unbekannt) wurden für Analysen der Farbstoffverteilung genutzt. Die Sorte 'Inga' entstand als Sport von 'Helmut Vogel' (karminrot) im Jahre 1973 (DE LOOSE, 1979).



Abb.15: Blüte von *Rhododendron simsii* 'Inga'



Abb.16: Blüte von *Rhododendron simsii*, ungefüllt

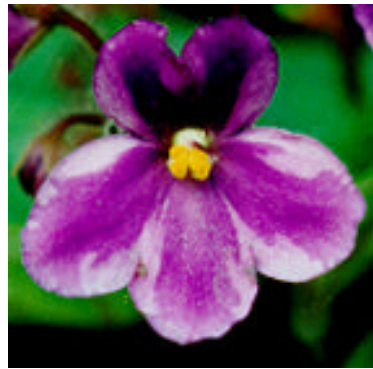
2.1.6 Gattung *Saintpaulia* H. WENDL.

Saintpaulia ionantha H. WENDL., beheimatet im Usambaragebirge Ostafrikas, ist der Familie der *Gesneriaceae* zuzuordnen. 1892 wurde sie von BARON VON SAINT PAUL nach Deutschland eingeführt und 1893 erstmalig von WENDLAND in der Gartenflora beschrieben. Schnell fand *Saintpaulia* in Europa und Amerika Verbreitung und wurde züchterisch umfangreich bearbeitet, so daß das heutige Sortiment hauptsächlich aus Hybridpflanzen besteht.

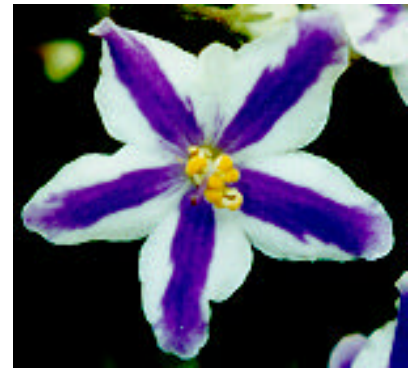
Für Untersuchungen wurden sechs Sorten der 'Chimera'-Gruppe von ROYAL EVELEENS ausgewählt. Alle 'Chimera'-Sorten haben zweifarbige Blüten, die in ihrem Aussehen einem Speichenrad (pinwheels) ähneln (ERHARDT & ERHARDT, 1993). Sortennamen und Blütenfarben sind der Abbildung 17 (Abb.17) und der Tabelle 4 (Tab.4) zu entnehmen.



'Amanda'



'Jantien'



'Mandy'



'Myrthe'



'Tineke'



'Valerie'

Abb.17: Blüten der verwendeten 'Chimera'-Sorten von *Saintpaulia ionantha*

Tab.4: Mit der RHS Colour Chart (1995) bestimmte Blütenfarben bei den ‘Chimera’-Sorten von *Saintpaulia ionantha*

Sorte	Blütenblattrand/RHS		Blütenblattmitte/RHS		Blütenform
‘Amanda’	Rosa	72 C	Rot	72 A	zygomorph, häufig 6 Petalen
‘Jantien’	Hellviolett	87 D	Dunkelviolett	87 A	zygomorph
‘Mandy’	Weiß		Blau	89 C	radiär
‘Tineke’	Cremerose	69 C-D	Hellblau	91 A-B	zygomorph
‘Myrthe’	Weiß		Purpur	78 A	gekräuselter Petalenrand, zygomorph
‘Valerie’	Rosa	75 B-C	Blau	90 C	zygomorph



Abb.18: Blüte einer *Saintpaulia* mit Sternmuster (Name unbekannt)

Darüber hinaus fand eine *Saintpaulia* mit einem den ‘Chimera’-Sorten ähnlichen Blütenmuster Verwendung (Sortenname unbekannt). Sie besitzt Blüten mit einem violetten Petalenrand und einem weißen Petalenbinnenfeld (Abb.18). Häufig traten an dieser Pflanze Seitensprosse mit völlig violetten (RHS: 78 A) Blüten auf, die als Klon etabliert und zum Vergleich genutzt wurden.

2.1.7 Gattung *Verbena* L.

Hauptverbreitungsgebiete der Familie *Verbenaceae* (Eisenkrautgewächse) sind die Tropen und Subtropen, insbesondere Südostasien, der Malayische Archipel, Mittel- und Südamerika sowie die Westindischen Inseln. Sowohl in Europa als auch in Afrika sind nur wenige Gattungen der *Verbenaceae* beheimatet. Zu den Ausgangsarten der heutigen *Verbena*-Hybriden zählen *V. peruviana* (L.) BRITT., *V. phlogiflora* CHAM., *V. incisa* HOOK. und *V. platensis* SPRENG.. Blüten der Hybriden sind in doldenartigen, dichten Ähren angeordnet (PAREY, 1960).



Abb.19: Blüten der *Verbena*-Hybride
'Aphrodite'

Aus der Gattung *Verbena* L. wurde das Untersuchungsobjekt *Verbena*-Hybriden 'Aphrodite' aufgrund der weiß-violetten (RHS: 80 A-81 A) Sternmusterblüten ausgewählt (Abb.19). Darüber hinaus gibt es bei *Verbena* noch weitere gemusterte Sorten, über deren Entstehung nichts Näheres bekannt ist. Sie standen für die Untersuchungen nicht zur Verfügung. *Verbena*-Hybriden besitzen 10 (= 2x) (BEALE, 1940) oder 20 (= 2x) Chromosomen (FURUSATO, 1940).

2.2 Methoden

2.2.1 Vermehrung

Die Untersuchungspflanzen wurden vegetativ über Kopf- bzw. Teilstecklinge vermehrt und verklont und über den gesamten Untersuchungszeitraum im Gewächshaus kultiviert.

2.2.2 Segregation

Eine Segregation (Entmischung) des chimärischen Pflanzenmaterials kann durch Wurzelaustriebsversuche, auch BATESON-Test genannt (BATESON, 1916), Selbstungen und Adventivsproßbildung in der *in vitro*-Kultur erreicht werden oder sie erfolgt spontan an der Pflanze durch Reduplikation oder Perforation.

Für den BATESON-Test entfernt man die Sproßachse der Pflanze und legt kräftige Wurzeln von Erde frei. Die Wurzeln hält man unter gespannter Luft, bis ein Wurzelaustrieb induziert wird, den man dann bei ausreichender Größe als Steckling entnimmt und weiterkultiviert.

Zu Selbstungen werden die Blütennarben der Pflanzen künstlich mit Pollen derselben Pflanze oder Pflanzen desselben Klones bestäubt. Bei *Pelargonium* werden die reifen Samen zur besseren Wasseraufnahme angeritzt und auf feuchtem Filterpapier in Petrischalen zur Keimung ausgelegt. Nach der Keimung lassen sich die Sämlinge in Erdtöpfe pikieren und weiterkultivieren. Samen von *Saintpaulia ionantha* werden auf feingesiebter Erde in Petrischalen ausgesät und bei ausreichender Größe zur Weiterkultur pikiert und getopft.

An chimärischen Pflanzen können durch Schichtenverdopplung oder Schichtenperforation spontan Entmischungen auftreten. Diese entmischten Sprosse können vegetativ über Stecklinge vermehrt und als neue Klone aufgebaut werden.

Segregation *in vitro* erreicht man über eine Kalluskultur. Dazu werden Pflanzenteile sterilisiert und auf Kallusmedium ausgelegt oder Sproßspitzen werden *in vitro* steril kultiviert und Pflanzenteile davon dann zur Kalluskultur entnommen.

2.2.3 *In vitro*-Kultur

Ein Teil des Untersuchungsmaterials wurde *in vitro* kultiviert. Für *Pelargonium*, *Verbena* und *Phlox* fand ein MS-Medium (MURASHIGE & SKOOG, 1962) mit der halben Konzentration der Makrosalze Verwendung, dem als Kallus- bzw. Regenerationsmedium Phytohormone zugesetzt wurden (Tab.5).

Tab.5: Übersicht des Phytohormonzusatzes der Kallusmediumvarianten

Variante	NAA in mg/l	Kinetin in mg/l	IES in mg/l	BAP in mg/l
1	1	2	-	-
2	2	4	-	-
3	1	4	-	-
4	2	2	-	-
5	0,5	1	-	-
6	1	1	-	-
7	0,5	2	-	-
8	-	-	2	2
9	-	-	1	2
10	-	-	1	1

Als Nährmedium für *Saintpaulia ionantha* fand ein nach ZAID (1989) modifiziertes Heterotrophmedium von JUNGnickel & GLIEMEROTH (1986) Verwendung (Zusammensetzung siehe Tab.6). In den Regenerationsversuchen wurde das Nährmedium ebenfalls mit Wachstumsregulatoren ergänzt, Angaben dazu sind dem Kapitel 3.6.2.3. zu entnehmen.

Tab.6: Nährmedium für *Saintpaulia ionantha* nach JUNGNICHEL & GLIEMEROTH (1986),
modifiziert nach ZAID (1989)

Substanz	Konzentration (mg/l)
NH ₄ NO ₃	825,00
KNO ₃	809,00
Ca(NO ₃) 4 H ₂ O	211,15
KH ₂ PO ₄	202,65
MgSO ₄ 7 H ₂ O	246,50
MnCl ₂ H ₂ O	2,50
H ₃ BO ₃	0,31
Na ₂ MoO ₄ 2 H ₂ O	0,10
Fe-EDTA	8,60
ZnSO ₄ 7 H ₂ O	8,60
Thiamin HCL	1,00
meso-Inositol	100,00
Saccharose	20000,00
Agar-Agar	10000,00
pH-Wert: 5,4-5,8	

Die mit Nährmedium gefüllten und mit Aluminiumfolie verschlossenen Kulturgefäße (Fisterröhrchen, Erlenmeyerkolben) wurden im Autoklav 15-20 Minuten bei 121°C und 1,2 at sterilisiert.

Das Pflanzenmaterial wurde je nach Explantatgröße 2 bis 3 Minuten in 0,25 %iger Wofasterillösung desinfiziert und anschließend in autoklaviertem *Aqua dest.* gespült.

Für die *in vitro*-Kultivierung stand ein Wachstumsraum zur Verfügung, in dem die Pflanzen Temperaturen von 24-26°C und einer Photoperiode von 16 h Hell-/ 8 h Dunkelphase ausgesetzt waren. Leuchtstoffröhren mit Tageslichtqualität dienten als Lichtquelle.

Alle *in vitro*-Arbeiten wurden an einer Laminarbox durchgeführt, die Instrumente mit dem Tischsterilisator HBS 920 electronic der Firma AGROGEN-Promotion bei 240°C sterilisiert.

2.2.4 Ploidiemarkierung

Ploidiemarkierungen erwirkt man durch Applikation von Kolchizin. Sproßspitzen des Versuchsmaterials wurden mit 0,1 %iger und 0,2 %iger Kolchizinlösung benetzt bzw. Sprosse oder Stecklinge in 0,1 %iger und 0,2 %iger Kolchizinlösung für 1-4 Stunden getaucht. Diese Methode fand bei *Pelargonium-Zonale*-Hybriden, *Pelargonium-Peltatum*-Hybriden, *Phlox subulata* und *Verbena*-Hybriden Anwendung.

2.2.5 Mikroskopische Frischpräparate

Zur Analyse der Farbstoffverteilung im Blütenblatt wurden Abzüge der oberen und unteren Epidermis der Petalen angefertigt sowie durch Freihandschnitte mit der Rasierklinge Blütenblattquerschnitte hergestellt. Durch das Einlegen der Petalen zwischen Holundermark, Gurken- oder Kartoffelstücke ließ sich das Schneiden einfacher handhaben. Eine Infiltration der Präparate mittels Wasserstrahlpumpe fand statt, um die Luft in den Zellen gegen Flüssigkeit auszutauschen und damit eine bessere Untersuchung der Präparate zu gewährleisten. Bei den Blütenblattpräparaten fand als Infiltrationsflüssigkeit 10 %ige Kaliumnitratlösung Anwendung, da durch die hiermit ausgelöste Plasmolyse eine genauere Zuordnung der Anthocyane zu den entsprechenden Zellen und Geweben möglich war.

Epidermisabzüge von Laubblättern zu Stomatamessungen und Zellgrößenuntersuchungen (Bestimmung von Ploidiegraden) wurden an der Blattunterseite vorgenommen und anschließend mit Wasser infiltriert. Messungen der Stomata erfolgten mittels Okularmikrometer. Der Faktor für die Ermittlung der wirklichen Größe der Zellen wird durch Hinzunahme eines Objektmikrometers wie folgt errechnet:

$$\text{Faktor} = \frac{\text{Anzahl der Objektmikrometerintervalle} \times \text{Intervallgröße}}{\text{Anzahl der Okularmikrometerintervalle}}$$

Bei allen Messungen betrug der Faktor 1,54 µm.

Für Untersuchungen L2- und L3-bürtiger Gewebe wurden Blattquerschnitte angefertigt oder mit Wasser infiltrierte Blätter am Mikroskop durchleuchtet.

2.2.6 Kunststoffeinfbettung für mikroskopische Dauerpräparate

Von *Pelargonium*, *Saintpaulia* und *Verbena* entnommene Blütenblatt-, Laubblatteile oder Sproßspitzen verblieben nach der Infiltration zur weiteren Fixierung 24 Stunden in Carnoy'schem Gemisch. Eine Entwässerungsreihe mit jeweils zwei Stufen Ethylenglykolmonomethylether, absolutem Ethanol, n-Propanol und n-Butanol folgte. Die Präparate

blieben in jeder Stufe 12 Stunden bei Zimmertemperatur. Für das Einbettungsverfahren kam Hydroxyethylmethacrylat der Firma KULZER zur Anwendung. In einer Lösung aus Technovit 7100 und Härter 1 wurden die Präparate in 2 Stufen bei Raumtemperatur jeweils 12 Stunden infiltriert. Anschließend konnten die Präparate in Technovit 7100 mit Härter 1 und 2 in Formen bei Zimmertemperatur 24 Stunden polymerisieren. Nach der Polymerisation wurden an den Formen Trägerblöcke befestigt und die Präparate an dem Rotationsmikrotom RM 2155 der Firma LEICA in der Dicke von 8-10 µm geschnitten. Das Färben erfolgte je nach Präparateart mit Toluidinblau (0,1 %ig in 2,5 %iger wäßriger Natriumhydrogencarbonat-Lösung) oder mit Hämatoxylin nach DELAFIELD (ROMEIS, 1989).

2.2.7 Lichtmikroskopische Untersuchungen und Dokumentation

Die mikroskopischen Untersuchungen erfolgten an den Durchlichtmikroskopen JENAVAL-contrast und LABOVAL-2, die Dokumentationen der Ergebnisse mit dem mikrofotografischen Aufsetzkamerasystem mf-AKS und Kleinbildfilmen der Marke Agfa. Fotoaufnahmen der Pflanzen bzw. Pflanzenteile entstanden mit Apparaten der Marke Practica unter Verwendung von Kleinbildfilmen der Marken Agfa und Kodak.

2.2.8 Erfassung qualitativer Ergebnisse im makroskopischen Bereich

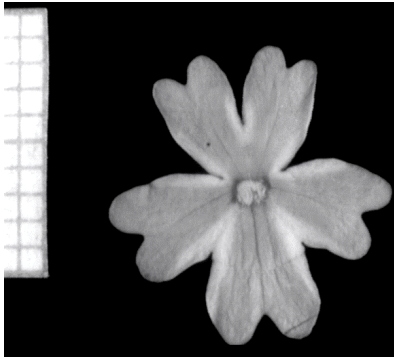
Während des gesamten Untersuchungszeitraums (ein bis drei Vegetationsperioden) wurde der vegetativ vermehrte Bestand und dessen Sämlingsnachkommenschaften auf qualitative Merkmale in Blüte und Laubblatt bonitiert. Die Aufspaltung der Blütenfarben bei den Nachkommenschaften der Selbstungen und Kreuzungen sowie die spontanen und induzierten Entmischungen einiger Untersuchungsobjekte konnten darüber hinaus quantifiziert werden, ebenso Blütenflächenanteile von *Pelargonium* 'Mr. Wren' und *Verbena* 'Aphrodite' wie unter Kapitel 2.2.10. beschrieben.

2.2.9 Datenaufbereitung

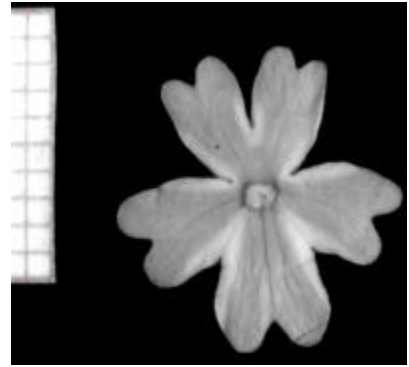
Sammlung, Aufbau und Verwaltung der Datenbanken erfolgten in Exel 4.0. Zur statistischen Auswertung (Scheffe-Test, t-Test) und grafischen Aufbereitung der Daten (Häufigkeitsdiagramme) fand das Computerprogramm SPSS 6.0 Anwendung.

2.2.10 Blütenblattmessungen und Blütenblattflächenbestimmungen

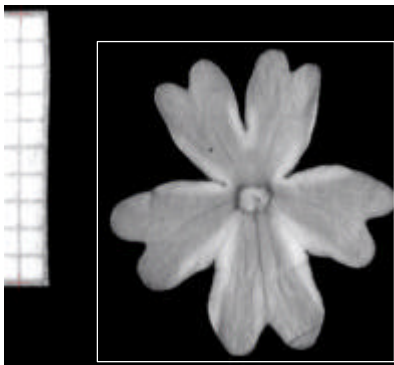
Zur Berechnung von Flächen und Flächenanteilen von Blütenblättern und Blüten konnte die Bildverarbeitung am Computer mit dem Programm Image P2 der Firma H + K Meßsysteme Ingenieurbüro GbR genutzt werden. Mit einer Schwarz-Weiß-Video-Kamera wurden von den Blüten oder Blütenblättern und einem definierten Maßstab Bilder für die weitere Bearbeitung am Computer aufgenommen. Nach der Aufnahme und Speicherung der Bilder als TIFF-Datei erfolgte eine Längenskalierung mit dem definierten Maßstab. Anschließend ließ sich mit einer Graustufentrennung das Objekt automatisch umranden und der Flächeninhalt bestimmen. Die Ermittlung verschiedenfarbiger Flächenanteile von Blütenblättern und Blüten gestaltete sich etwas schwieriger. Dazu mußte manuell mittels Maus eine Grenzlinie zwischen den einzelnen Flächen gezogen werden, die anschließend ebenfalls automatisch berechnet werden konnten. In der Abbildung 20 (Abb.20) sind die einzelnen Arbeitsschritte dargestellt.



1. Aufnahme des Untersuchungsobjektes mit einem definierten Maßstab



2. Skalierung anhand des definierten Maßstabes (Millimeterpapier)



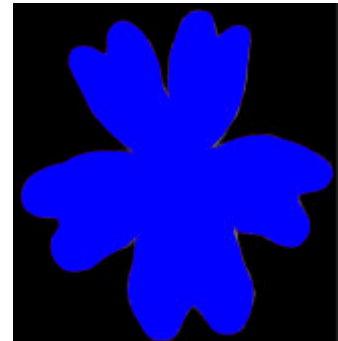
3. Auswahl eines geeigneten Bildausschnittes zur weiteren Bildverarbeitung



4. Eliminierung des Hintergrundes



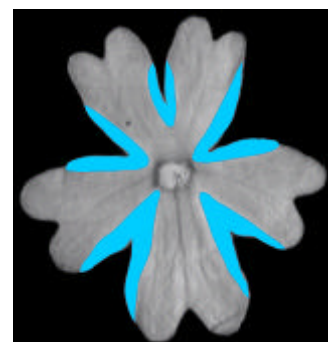
5. Automatische Umrandung der Gesamtfläche



6. Berechnung der Gesamtfläche mittels Füllfarbe



7. Manuelle Umrandung der Randflächen



8. Berechnung und Summierung der Randflächen mittels Füllfarbe

Abb.20: Arbeitsschritte der Blütenflächenbestimmung mit Image P2

3 Ergebnisse

3.1 Mikroskopische Untersuchungen an *Camellia japonica* L.

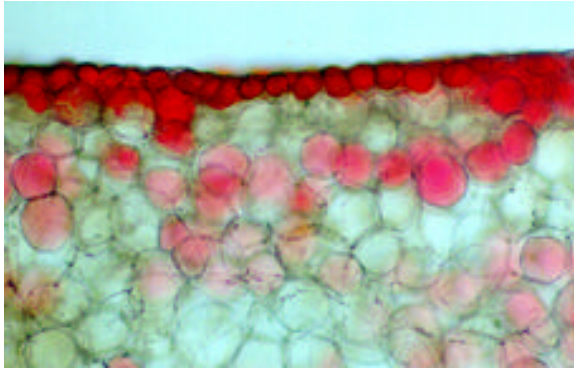


Abb.21: Ausschnitt eines Blütenblattquerschnittes mit oberer Epidermis von *Camellia japonica* 'Palazzo Tursi'

Vergleichende Untersuchungen an Blütenblattquerschnitt- und Epidermis-Frischpräparaten von *Camellia japonica* 'Palazzo Tursi', die eine rote Blütenfarbe hat, zeigten, daß Blütenfarbstoff bei *Camellia* sowohl in beiden Epidermen als auch im Mesophyll gebildet werden kann (Abb.21). Die Farbstoffbildung in den Epidermiszellen ist jedoch intensiver als in den Mesophyllzellen.

Analysen der Farbstoffverteilung an Blütenblattquerschnitten der sternmusterblütigen *Camellia japonica* 'Contessa Lavinia Maggi' zeigten eine weiße obere und untere Epidermis sowohl im Randbereich als auch über dem rosa Binnenfeld. Anthocyanausbildung wurde ausschließlich in den Mesophyllzellen des Binnenfeldes unterhalb der Epidermis beobachtet (Abb.22). Wenn rote Streifen an den Blütenblättern auftraten, enthielt die sonst weiße (obere und/oder untere) Epidermis Anthocyan.

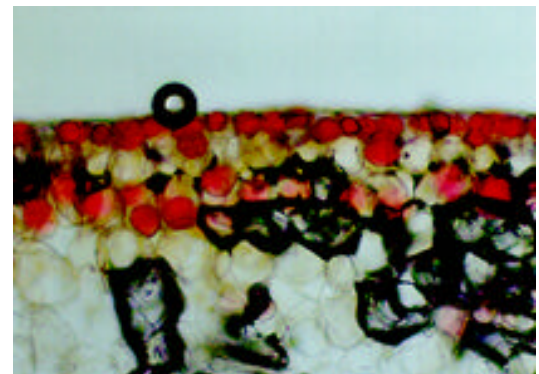
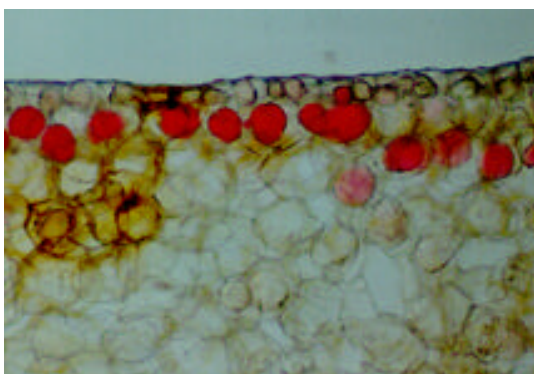


Abb.22: Blütenblattquerschnitte (Ausschnitte mit oberer Epidermis) von *Camellia japonica* 'Contessa Lavinia Maggi'; links: Schnitt durch den Binnenfeldbereich, rechts: Schnitt durch einen roten Streifen (nicht infiltriert)

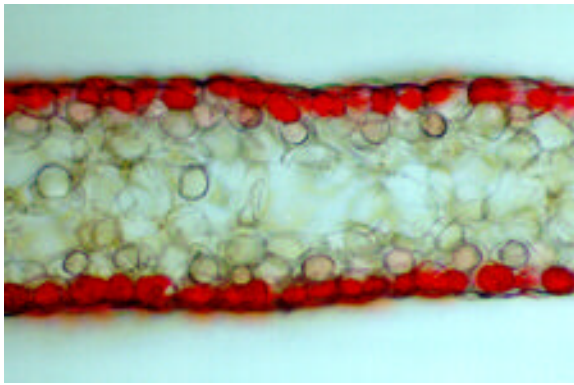


Abb.23: Blütenblattquerschnitt von *Camellia japonica* 'Mathotiana', roter Bereich

Camellia japonica 'Mathotiana' zeigte bei Blütenblattquerschnitten in den weißen Bereichen kein Anthocyan. Traten rote Streifen auf, war an diesen Stellen in oberer und unterer Epidermis intensiv roter Farbstoff und in den Mesophyllzellen unterhalb der Epidermis waren rosafarbte Vakuolen zu sehen (Abb.23).

Rosafarbene Blütenblattbereiche enthielten ebenso wie die roten in den Epidermen und im Mesophyll Anthocyan, aber in einer geringeren Konzentration (Abb.24). Hellrosa erscheinende Petalenstellen können auf zwei Wegen entstehen: 1. Roter Farbstoff in der unteren Epidermis scheint von oben gesehen durch die anderen Zellschichten hindurch. 2. Sehr geringe Anthocyanmengen werden in den Vakuolen der subepidermalen Zellschichten gebildet und sind durch die anthocyanfreie Epidermis sichtbar (Abb.24).

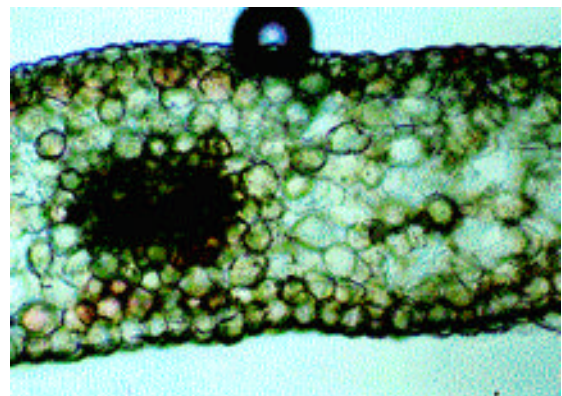
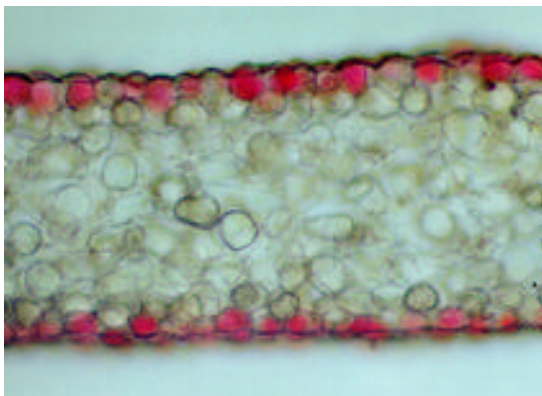


Abb.24: Blütenblattquerschnitte von *Camellia japonica* 'Mathotiana'; links: rosafarbener Bereich, rechts: hellrosa Bereich



Abb.25: Blütenblattquerschnitt von *Camellia japonica* 'Maria Morren' im rosa Streifen

Bei 'Maria Morren' ließen sich die rosa Farbstreifen der sonst weißen Blütenblätter auf Anthocyan in oberer und/oder unterer Epidermis zurückführen (Abb.25). Das gesamte Mesophyll der Petalen war jedoch ungefärbt (Abb.25).

Anthocyan kann bei *Camellia* sowohl in der Epidermis als auch im Mesophyll des Blütenblattes gebildet werden. Es wurde jedoch weder in vertikaler noch in horizontaler Richtung eine Partnerinduktion zwischen den Geweben oder Zellen beobachtet. Bei den untersuchten Sorten könnte aufgrund der Farbstoffverteilung in den Blütenblattgeweben das Mesophyll des Petalenrandes L1-bürtig und die Musterung histogenetisch bedingt sein.

3.2 Musternachweis bei *Myosotis* L.

Querschnitte von Blütenblättern für Untersuchungen der Farbstoffverteilung wurden angefertigt. Die obere und untere Epidermis waren anthocyanfrei, blauer Farbstoff wurde in den Vakuolen der Mesophyllzellen direkt unterhalb der Epidermen nachgewiesen (Abb.26).

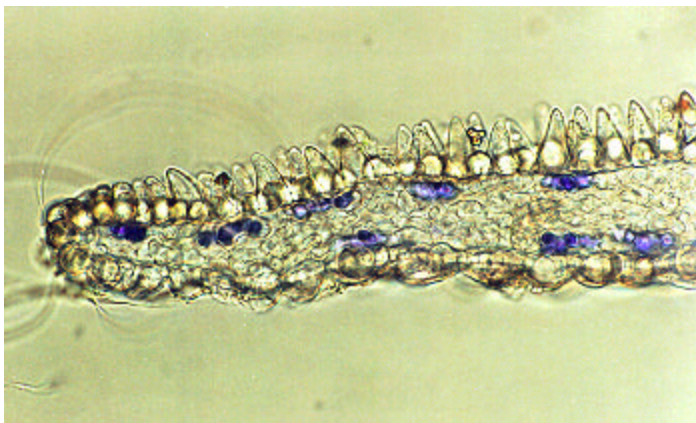


Abb.26: Blütenblattquerschnitt von *Myosotis*

Die Blütenbonituren der Sämlingspflanzen von *Myosotis scorpioides* zeigten, daß alle Pflanzen blau blühten und die Blüten eine mehr oder weniger stark ausgeprägte weiße Mitte oder Musterung besaßen. Es konnte kein chimärisch bedingtes Sternmuster der Petalen gefunden und nachgewiesen werden. Offenbar waren die Farbunterschiede genetisch bedingt und variierten durch Modifikationen.

3.3 Vergleichende Untersuchungen bei *Pelargonium* L'HERIT. ex AIT.

3.3.1 Sortengruppe 'A Happy Thought'

Im Untersuchungszeitraum traten an 'Pink Happy Thought' und PHT/GGG rote Sports im Blütenblattbereich auf (Abb.27). Diese Sports deuten darauf hin, daß es sich dabei um L1-Perforationen handelt und daß die rote Komponente (AHT) noch in PHT enthalten ist. Mikroskopische Untersuchungen von Epidermen dieser Perforationsstellen zeigten einen allmählichen Übergang von rotem zu hellrosafarbenem Gewebe (Abb.27). Eine seitliche partnerinduktive Beeinflussung erfolgte hier über mehrere Zellen. Anhand dieser Farbübergänge und dem Nebeneinander von L1- und L2-bürtigem Gewebe in der Epidermis wird der Verlauf der Partnerinduktion deutlich, d.h. L2-bürtiges Gewebe (Genotyp rot, Phänotyp weiß, hier aber rot) induziert in L1-bürtigem Gewebe eine intensivere Anthocyanbildung (Genotyp hellrosa, Phänotyp hellrosa, hier und im Binnenfeld kräftig rosa) (Abb.28). Blütenblattquerschnitte an AHT und PHT belegen, daß Anthocyan ausschließlich in oberer und unterer Epidermis gebildet wird (Abb.29, Abb.30).



Abb.27: L1-Perforation im Blütenblatt an *Pelargonium* PHT/GGG

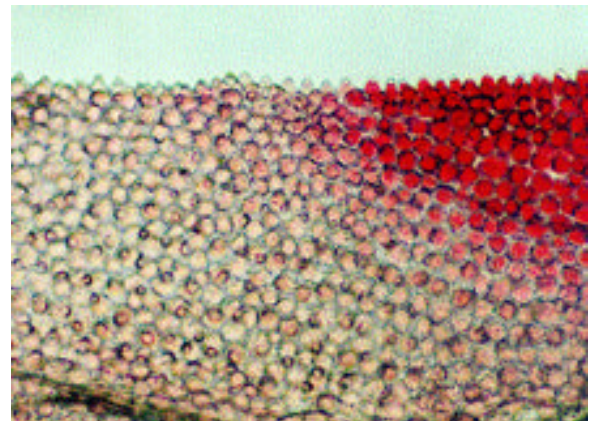


Abb.28: Mikroskopische Aufnahme der oberen Epidermis (Blüte) an einer Perforationsstelle von PHT/GGG



Abb.29: Blütenblattquerschnitt von *Pelargonium* AHT

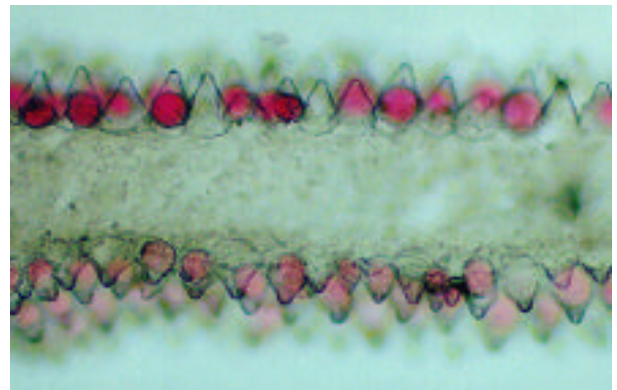


Abb.30: Blütenblattquerschnitt im Binnenfeld von *Pelargonium* PHT

Wurzelaustriebe an PHT und PHT/1 konnten im Untersuchungszeitraum nicht induziert werden, so daß ein Nachweis der genetischen Konstitution der dritten Sproßscheitelschicht nicht möglich war.

Durch den Vergleich der Sämlingspopulationen aus Selbstungen von AHT, PHT und aus Kreuzungen mit PHT/1 sollten Aussagen über den Genotyp der L2 und ihrer Gewebe (von den einzelnen Varianten) getroffen werden, da die Gameten in der Regel L2-bürtig sind.

Die Nachkommen der Selbstungen von AHT und PHT spalteten in die Blütenfarben Rot und Rosa auf (Tab.7, Tab.8). PHT/1 konnte bei den Bestäubungen nur als Mutter verwendet werden, weil die Variante keinen fertilen Pollen ausbildet. Deshalb mußte PHT/1 mit AHT und PHT gekreuzt werden. Diese Nachkommen spalteten bei dem Merkmal Blütenfarbe ebenfalls in Rot und Rosa auf (Tab.9, Tab.10).

Tab.7: Ergebnisse der Selbstungen der *Pelargonium-Zonale*-Hybride ‘A Happy Thought’

Sämlinge	insgesamt	blühend	rot blühend	rosa blühend
Anzahl	33	22	16	6
prozentual		100 %	72,73 %	27,27 %

Tab.8: Ergebnisse der Selbstungen der *Pelargonium-Zonale*-Hybride ‘Pink Happy Thought’

Sämlinge	insgesamt	blühend	rotblühend	rosablühend
Anzahl	24	15	10	5
prozentual		100 %	66,67 %	33,33 %

Tab.9: Ergebnisse der Kreuzung von *Pelargonium* PHT/1 x AHT

Sämlinge	insgesamt	blühend	rotblühend	rosablühend
Anzahl	9	3	2	1
prozentual		100 %	66,67 %	33,33 %

Tab.10: Ergebnisse der Kreuzung von *Pelargonium* PHT/1 x PHT

Sämlinge	insgesamt	blühend	rotblühend	rosablühend
Anzahl	12	7	4	3

prozentual	100 %	57,14 %	42,86 %
------------	-------	---------	---------

Die Bonituren der Sämlingsnachkommenschaften zeigten ein differenziertes Bild. So deuten die Zahlen bei der AHT-F1-Generation auf eine MENDEL'sche Aufspaltung von Rot : Rosa wie 3:1 hin. Bei den PHT-Sämlingen verschiebt sich wahrscheinlich aufgrund des geringeren Versuchsumfangs oder der Bildung L1-bürtiger Gameten das Aufspaltungsverhältnis zugunsten der Blütenfarbe Rosa und ergibt Rot : Rosa wie 2:1. Aus den Kreuzungen unter Verwendung vom PHT/1 als Mutterpflanze ergaben sich wegen des geringen Samenansatzes und demzufolge einer kleinen Anzahl von Sämlingen keine konkret einzuordnenden Aufspaltungsverhältnisse. Eine 2:1-Aufspaltung von Rosa : Rot wäre hier denkbar.

In der *in vitro*-Kultur ließen sich zeitlich begrenzt Sproßspitzen von AHT, PHT und PHT/1 kultivieren, eine Kallusinduktion erfolgte nicht.

Blütenblattmessungen wurden an allen drei Klonen durchgeführt, um Aussagen über mögliche Wachstumshemmungen in Verbindung mit den Anthocyandefekten im Blütenblattbereich treffen zu können. Dabei wurde an der unteren, mittleren Petale der Blüten jeweils die Länge und Breite ermittelt, die Meßergebnisse wurden statistisch ausgewertet (Tab.11). Eine grafische Aufbereitung der Meßdaten ist in Abbildung 31 /①-⑥ (Abb.31) zu sehen.

Tab.11: Mittelwerte und Scheffe-Test der Blütenblattmessungen an *Pelargonium* AHT, PHT, PHT/1

Vergleich der Blütenblattlänge der
AHT-Sortengruppe

G G G
r r r
p p p
3 2 1

Mittelwerte Blütenblatt- länge in mm	Variante/ Klon
15,8	PHT/1 (Grp 3)
18,0	PHT (Grp 2)
19,7	AHT (Grp 1)

*
*

Vergleich der Blütenblattbreite der
AHT-Sortengruppe

G G G
r r r
p p p
3 2 1

Mittelwerte Blütenblatt- breite in mm	Variante/ Klon
10,1	PHT/1 (Grp 3)
11,9	PHT (Grp 2)
13,0	AHT (Grp 1)

*
*

(*) Zeigt signifikante Unterschiede im unteren Dreieck

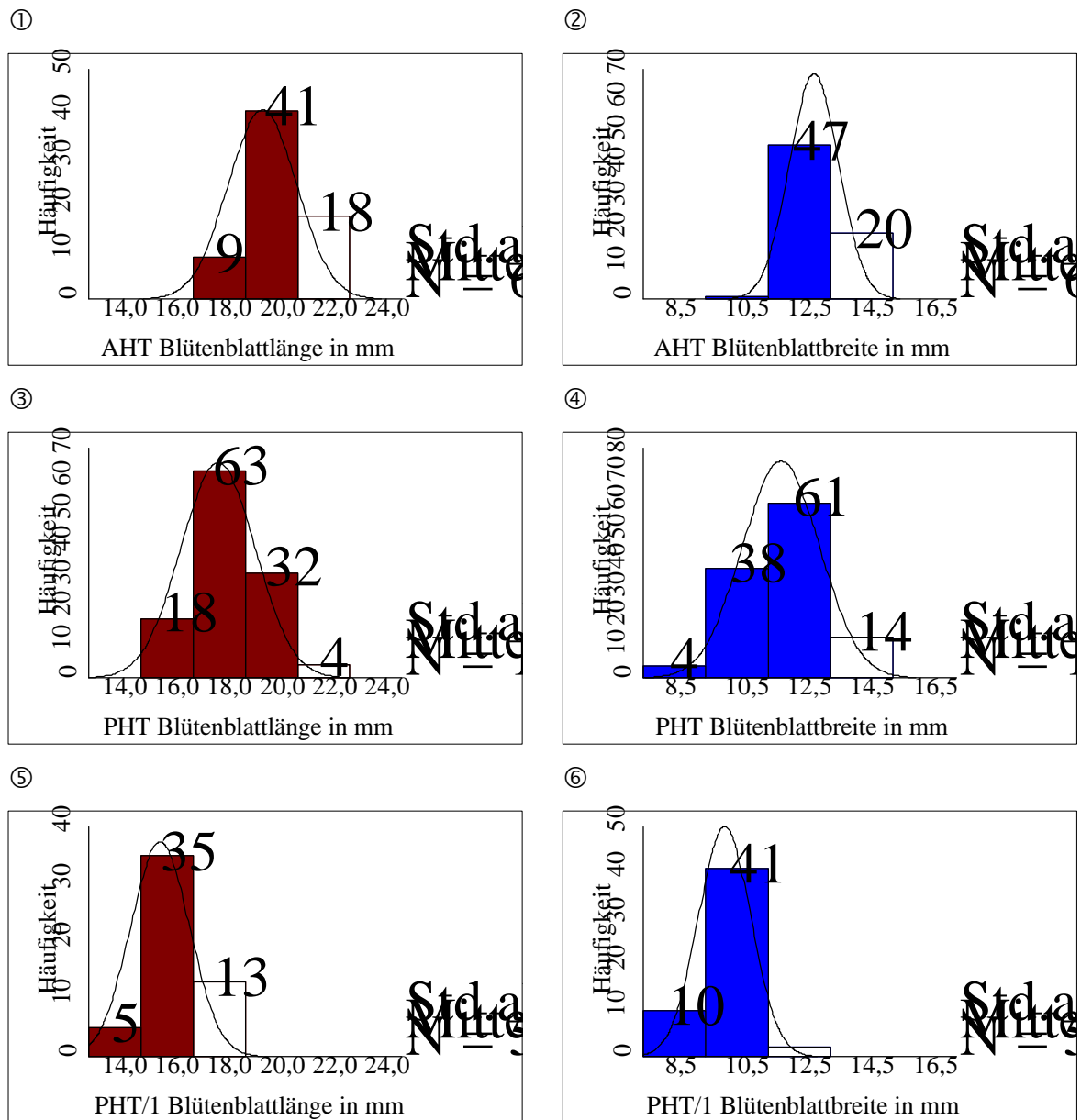


Abb.31: Häufigkeitsverteilungen der Blütenblattmeßwerte der *Pelargonium*-Varianten AHT, PHT und PHT/1

Die statistische Auswertung der Meßwerte von Blütenblattlänge und -breite der Klone der AHT-Sortengruppe mit dem Scheffe-Test (Tab.11) und der Vergleich der Häufigkeitsverteilungen ergaben, daß sich die Varianten sowohl in der Petalenlänge als auch in der Petalenbreite jeweils signifikant voneinander unterscheiden. Für die Mittelwerte beider Meßreihen (Länge und Breite) ist folgender Vergleich gültig:

$$\text{AHT} > \text{PHT} > \text{PHT/1}$$

Anhand dieser Belege kann davon ausgegangen werden, daß die Anthocyandefektmutation gleichzeitig zu einer Verminderung der Blütenblattgröße führt. Für den konkreten Fall gilt:

Je größer der Anteil des anthocyandefekten Gewebes am Blütenblattmesophyll ist, um so intensiver ist die Reduktion des Blütenblattes.

Die Farbstofflokalisation nur in den Epidermen, die seitliche Partnerinduktion, spontane Segregation durch L1-Reduplikation und L1-Perforation, keine generative Vererbung der Musterung bei Selbstung am Untersuchungsobjekt *Pelargonium* PHT sowie der Vergleich zwischen den Varianten innerhalb der AHT-Sortengruppe im Merkmal Blütenblattlänge und Blütenblattbreite zeigen, daß es sich bei PHT um ein histogenetisch bedingtes Sternmuster der Petalenfärbung handelt. Dabei wird das Randmesophyll der Petalen von der anthocyandefekten L1 gebildet und die Färbung der Epidermis des Binnenfeldes durch das unterlagerte, anthocyanintakte, L2-bürtige Mesophyll induziert.

3.3.2 Chimärenachweis bei ‘Mr. Wren’

Wie auch bei den anderen untersuchten *Pelargonium*-Sorten wird Blütenfarbstoff bei ‘Mr. Wren’ nur in der oberen und unteren Epidermis des Petalenbinnenfeldes gebildet (Abb.32, Abb.34). Zellen der oberen Epidermis sind intensiver rot gefärbt als die in der unteren Epidermis. Ein allmählicher Farbübergang vom Binnenfeld zum Randbereich der Petalen wurde nicht beobachtet (Abb.32). Der Übergang von Rot zu Weiß erfolgt klar abgegrenzt und kann in oberer und unterer Epidermis räumlich versetzt sein. Eine Ausnahme in der Farbstoffbildung sind die roten Farbsprenkel im L1-bürtigen, weißen Petalenrand (Abb.33). Sie variieren in ihrem Auftreten jahreszeitlich. Besonders häufig treten diese Sprenkel im Herbst auf. Mikroskopische Untersuchungen zeigten, daß zwischen den roten Sprenkeln und den rotgefärbten Epidermiszellen des Binnenfeldes keine direkte Gewebeverbindung besteht.

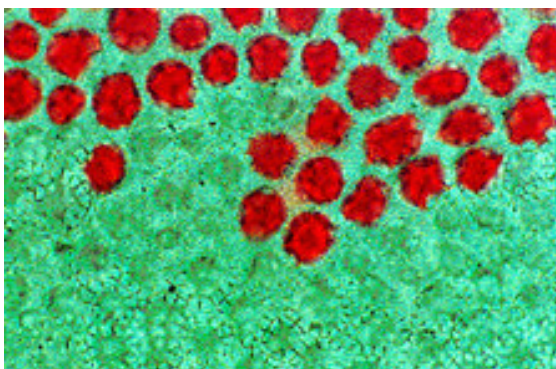


Abb.32: Obere Epidermis von *Pelargonium* ‘Mr. Wren’ im Übergangsbereich von Petalenbinnenfeld zu -rand



Abb.33: Blüte mit roten Sprenkeln im weißen Petalenrand bei *Pelargonium* ‘Mr. Wren’

Im Untersuchungszeitraum traten spontan an ‘Mr. Wren’ weiße Sports auf (Abb.35). Sie bildeten weiße Sektoren auf den Petalen, weiße Petalen oder völlig weiße Blüten. Diese Variation ist wahrscheinlich auf eine L1-Reduplikation zurückzuführen. Ein Klon der weißen Variante konnte bisher nicht etabliert werden.

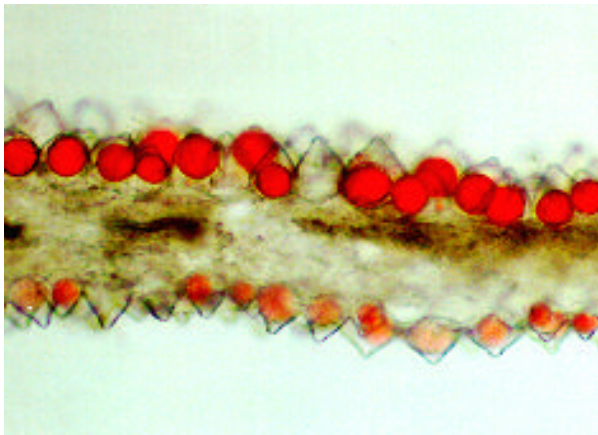


Abb.34: Blütenblattquerschnitt im Binnenfeldbereich von *Pelargonium* 'Mr. Wren'



Abb.35: L1-Reduplikation im Blütenblatt bei *Pelargonium* 'Mr. Wren'

Selbstungen der Sternmusterblüten brachten Nachkommen mit roten und rosafarbenen Blüten. Das Sternmuster trat bei der generativen Nachkommenschaft nicht auf. Von 44 Sämlingen blühten 15 Pflanzen, 13 davon rot und 2 rosa. Bei einem größeren Versuchsumfang könnten diese Ergebnisse durchaus einer Aufspaltung 3:1 entsprechen.

In vitro-Regenerate aus Kallus von Blattstücken (vorangegangene Sproßspitzenkultur) blühten rot (gleiche Farbe wie das Rot der Sämlinge), das Sternblütenmuster ließ sich auf diesem Wege nicht reproduzieren. Somit erfolgte die *in vitro*-Regeneration ausschließlich aus subepidermalem, genotypisch rotem Gewebe.

An *Pelargonium* 'Mr. Wren' entstanden durch spontane Entmischung rotblühende Sprosse (Abb.36), die wahrscheinlich auf L1-Perforation zurückzuführen sind und somit aus Gewebe der Innenkomponente gebildet wurden. Darüber hinaus war es bei 'Mr. Wren' möglich, einen Adventivsproß aus der Wurzel anzuregen, der Aufschluß über den



Abb.36: Spontane Entmischung an *Pelargonium* 'Mr. Wren' (Homohistont der Innenkomponente)

genetischen Zustand des L3-bürtigen Binnengewebes gibt. Der Sproß wurde von der Wurzel entnommen und neu bewurzelt. Diese Pflanze blühte rot wie die aus *in vitro* regenerierten Pflanzen, die roten Sämlinge aus den Selbstungen und die spontan entstandenen, rotblühenden Sprosse. Aus diesen Ergebnissen läßt sich ableiten, daß L2- und L3-bürtiges Gewebe bei 'Mr. Wren' genetisch gleich ist. Höherploidie Pflanzen oder Ploidiechimären von 'Mr. Wren' konnten nach Kolchizinapplikation mit 0,1 und 0,2 % iger Lösung nicht beobachtet werden.

Mittels Bildverarbeitung am Computer mit IMAGE P2 wurden die Flächenanteile des Blütenblattrandes und des Blütenblattbinnenfeldes bestimmt, um Aussagen über die Beteiligung von L1-bürtigem Gewebe an der Mesophyllbildung im Blütenblatt treffen zu können und die Farbanteile in der Blüte zu quantifizieren. Dazu wurde an 71 Pflanzen je-

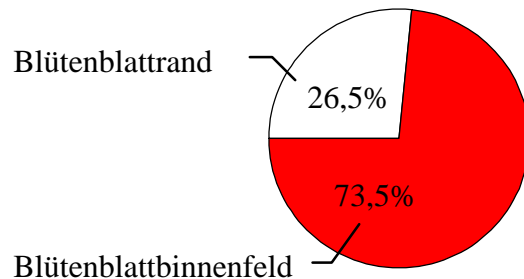


Abb.37: Blütenblattflächenanteile bei *Pelargonium* 'Mr. Wren'

weils die mittlere, untere Petale untersucht.

Diese Auswahl der Entnahme des Untersuchungsobjektes erfolgte, um eine Vergleichbarkeit zu ermöglichen und den Untersuchungsaufwand gering zu halten. Die Pflanzen besaßen im Durchschnitt eine Petalengröße von 212,9 mm² und eine Blütenblattrandfläche von 56,5 mm². Der prozentuale Anteil des Blütenblattrandes am

gesamten Blütenblatt betrug durchschnittlich 26,5 %, das heißt, L1-bürtiges Mesophyllgewebe bildet bei 'Mr. Wren' ca. ¼ der Blütenblattfläche (Abb.37). Unter Nutzung der Computerauswertung ergibt sich die Möglichkeit, Ploidieunterschiede bei *Pelargonium* 'Mr. Wren' anhand verschiedener Blütenflächenfarbanteile quantitativ nachzuweisen.

Aufgrund der genannten Befunde (Farbstoffverteilung in den spezifischen Blütenblattgeweben, spontane und induzierte Segregation) kann man das Blütenblattpattern von 'Mr. Wren' als chimärisch bedingt ansehen. Die L1 ist genotypisch weiß, die L2 ist vom Genotyp heterozygot rot. L2-bürtiges Mesophyll induziert im Binnenfeldbereich der Petalen die Farbstoffausbildung in den darüberliegenden Epidermiszellen. L3 ist vom Genotyp rot wie die L2.

3.3.3 Untersuchungen bei 'Lednice'

An 'Lednice' traten spontan, häufiger jedoch nach Kolchizinapplikation Sproßvariationen auf (Abb.38). Die Sprosse hatten veränderte Laub- und Blütenblätter. Das Laubblatt war von einem helleren Grün als 'Lednice', besaß keine glänzende Oberfläche (stärkere Behaarung) und der Blattrand war weniger gezackt, die Blüten waren rot und ohne gezackten Blütenblattrand. Von dieser Variante konnte ein Klonbestand aufgebaut werden, der zu weiteren Untersuchungen dienen sollte, da aufgrund der häufigen Variation angenommen werden mußte, daß es sich bei 'Lednice' um eine Periklinalchimäre handelt und die Sproßvariation eine Entmischung zur Innenkomponente darstellt. Ebenfalls an 'Lednice' wurden hellrosa Sektoren an den Petalen oder sehr kleine, stark reduzierte, helle

Blüten beobachtet, die wahrscheinlich auf eine Reduplikation der wachstumsgehemmten L1 zurückzuführen sind (Abb.39).



Abb.38: Sproßvariation an *Pelargonium* 'Lednice' (Blüte)



Abb.39: L1-Reduplikation an *Pelargonium* 'Lednice' (Blüte)

Zum Zwecke des Chimärenachweises wurde auch hier die Segregation mittels Wurzelaustriebs-, *in vitro*-Versuchen und Selbstungen angestrebt.

Bei der Selbstung stellte sich heraus, daß 'Lednice' zwar Pollen ausbildet, aber Bestäubungen keinen Samenansatz erzielen. Im Vergleich dazu bildete die rote Variante problemlos Samen nach Selbstung. Mikroskopische Untersuchungen der Blüten beider Varianten zeigten Unterschiede in der Anatomie der Blütennarbe. Dabei ist die Epidermis der Narbenäste von 'Lednice' glatt, fast ohne Papillen (Abb.40), bei ihrer roten Variante sind jedoch zahlreiche Papillen vorhanden (Abb.41).



Abb.40: Mikroskopische Aufnahme eines Narbenastes von *Pelargonium* 'Lednice'



Abb.41: Mikroskopische Aufnahme eines Narbenastes von *Pelargonium* 'Lednice', rote Variante

Unterschiede gibt es ebenfalls in der Epidermis der Blütenblätter, bei ‘Lednice’ sind die Epidermispapillen weniger ausgestülpt und breiter als bei der roten Variante (Abb.42).

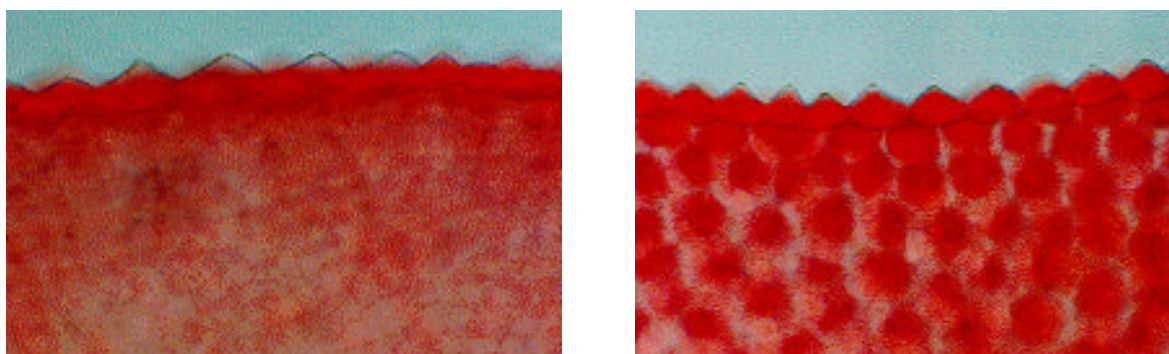


Abb.42: Epidermiszellen (Papillen) der Blütenblätter der Varianten von *Pelargonium* ‘Lednice’; links: ‘Lednice’, rechts: ‘Lednice’, rote Variante

Ausgehend von diesen Befunden und davon, daß ‘Lednice’ auch bei Bestäubung mit Pollen der roten Variante keine Samen bildet, wird angenommen, daß es sich hier um eine durch die Epidermis bedingte Sterilität der weiblichen Blütenorgane handelt, bei der der Pollen nicht an der Narbe haften und keimen kann. Um dennoch Rückschlüsse auf die genetische Konstitution L2-bürtigen Gewebes von ‘Lednice’ und über die Herkunft der roten Variante ziehen zu können, wurde diese mit Pollen von ‘Lednice’ bestäubt. Phänotypische Merkmale beider Sämlingsnachkommenschaften wie die Blütenfarbe ließen sich in Bonituren erfassen. Es zeigten sich in den Populationen die gleichen Farben: Rot, Lachsfarben, Weiß mit lachsfarbenem Ringmuster (Tab.12, Tab.13). Eine Unterscheidung in die letzten zwei Kategorien erwies sich als schwierig, so daß eine zusätzliche Einteilung der Blütenfarben zur Analyse der Aufspaltung in Rot und ‘Nicht Rot’ sinnvoll erscheint.

Tab.12: Ergebnisse der Selbstung von *Pelargonium* ‘Lednice’, rote Variante

Sämlinge	insgesamt	Rot	Lachsfarben	Weiß mit lachsfarbenem Ring
Anzahl	26	15	5	6
prozentual	100 %	57,69 %	19,23 %	23,08 %

Tab.13: Ergebnisse der Kreuzung von *Pelargonium* ‘Lednice’, rote Variante x ‘Lednice’

Sämlinge	insgesamt	Rot	Lachsfarben	Weiß mit lachsfarbenem Ring
Anzahl	16	10	4	2
prozentual	100 %	62,5 %	25,0 %	12,5 %

Aufgrund des geringen Versuchsumfangs beider Kreuzungen ergaben sich für die zwei Sämlingspopulationen nicht die erwarteten analogen Aufspaltungsverhältnisse. In beiden Nachkommenschaften dominiert aber die rote Blütenfarbe (ca. 60 %). Die Ergebnisse nähern sich einer 3:2-Aufspaltung von Rot : ‘Nicht Rot’ an. Wegen des Auftretens der gleichen Blütenfarben ist davon auszugehen, daß es sich bei der roten Variante um die Innenkomponente von ‘Lednice’ handelt. Einen eindeutigen Beweis können aber nur weitere Untersuchungen erbringen, da die Wurzelaustriebsversuche und die *in vitro*-Kultur nicht die erforderlichen Resultate zeigten. In der *in vitro*-Kultur konnte nur die rote Variante über die Kallusphase genetisch identisch reproduziert werden.

Interessant ist gleichzeitig die Beobachtung, daß der Anteil des Blütenblattrandmesophylls von ‘Lednice’, der im Vergleich zu der roten Variante ‘fehlt’, ungefähr die gleiche Fläche einnimmt, die bei anderen periklinalchimärischen *Pelargonium*-Sorten wie z.B. ‘Mr. Wren’ durch die L1-Beteiligung an der Mesophyllbildung als andersfarbiger Rand entsteht. Quantitative Untersuchungen wurden dazu noch nicht vorgenommen, wären aber z.B. mit der Computerbildverarbeitung möglich. Ausgehend von dieser Beurteilung kann eingeschätzt werden, daß bei ‘Lednice’ eine Wachstumshemmung der L1 zu einer Reduktion der Blütenblattfläche (Mesophyllbildung) und damit zu einer Zackung des Petalenrandes führt. Darüber hinaus konnten an einigen ‘Lednice’-Pflanzen helle, fast weiße, stark verkleinerte Petalen beobachtet werden, deren Auftreten die Hypothese einer wachstumsgehemmten und gleichzeitig anthocyandefekten L1 bei ‘Lednice’ unterstützt und in dem oben genannten Fall eine L1-Reduplikation annehmen läßt.

3.3.4 Variantenvergleich bei der *Pelargonium-Peltatum*-Hybride ‘Lila-Luisenhof’

Bei den drei Varianten von LLh wurde, um Größenverhältnisse der Blütenblätter zu überprüfen, über den Zeitraum von drei Jahren die Blütenblattlänge und Blütenblattbreite gemessen (jeweils Entnahme der unteren, mittleren Petale) und statistisch ausgewertet. In den folgenden Grafiken sind Häufigkeiten der Meßdaten dargestellt (Abb.43/①-⑥). Die

Mittelwerte von Blütenblattlänge und Blütenblattbreite der Varianten von 'Lila-Luisenhof' wurden mit dem Scheffe-Test statistisch geprüft (Tab.14).

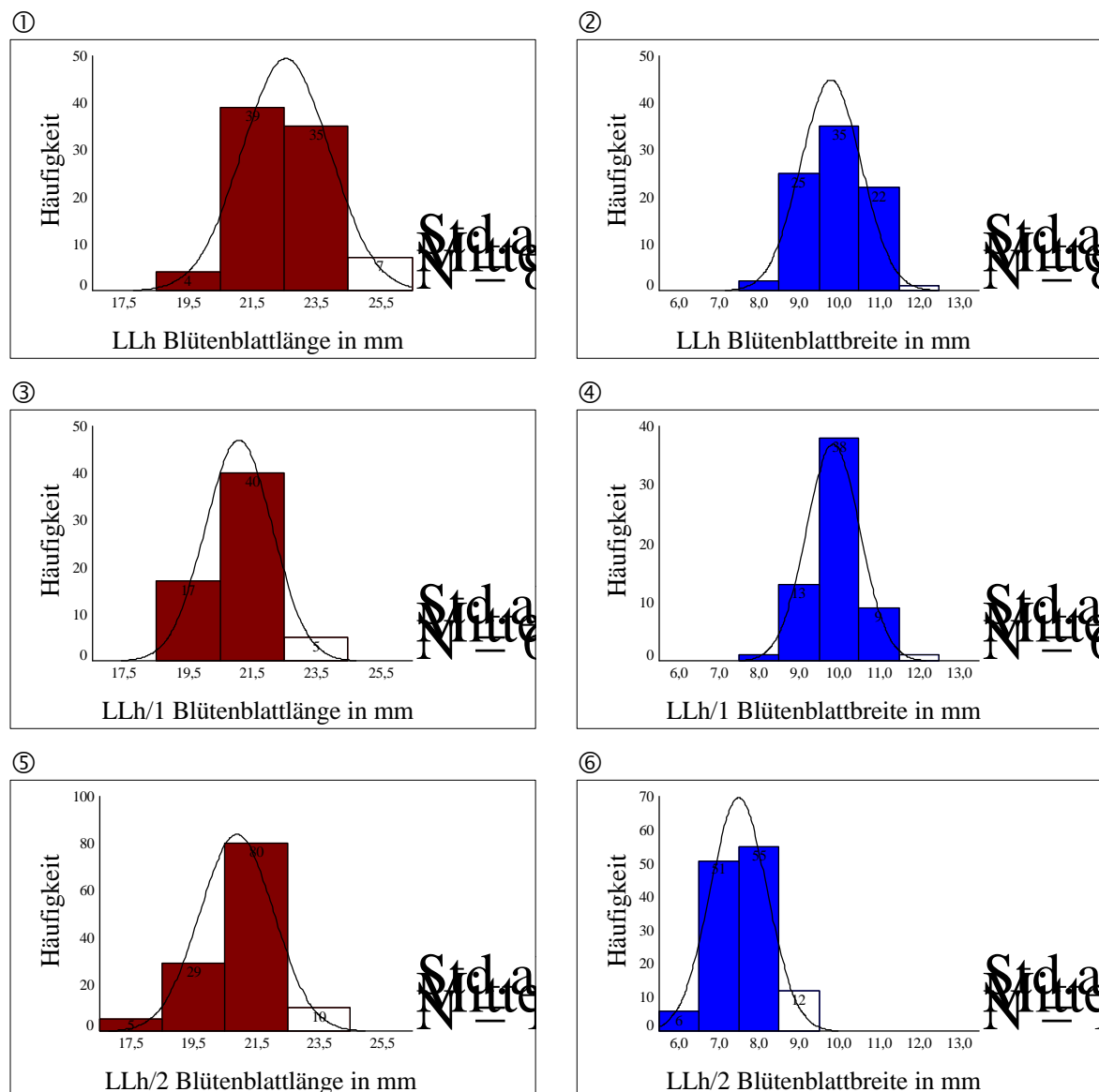


Abb.43: Häufigkeitsverteilungen für die Blütenmeßwerte der *Pelargonium*-LLh-Varianten

Tab.14: Statistische Auswertung der Blütenblattdaten der *Pelargonium*-LLh-Varianten mit dem Scheffe-Test

Vergleich der Blütenblattlänge der LLh-Varianten

Mittelwerte Blütenblatt- länge in mm	Variante/ Klon	G r p 2	G r p 3	G r p 1
20,9	LLh/2 (Grp 2)			
21,1	LLh/1 (Grp 3)			
22,6	LLh (Grp 1)	*	*	

Vergleich der Blütenblattbreite der LLh-Varianten

Mittelwerte Blütenblatt- breite in mm	Variante/ Klon	G r p 2	G r p 3	G r p 1
7,5	LLh/2 (Grp 2)			
9,8	LLh (Grp 1)			*
9,9	LLh/1 (Grp 3)			*

(*) Zeigt signifikante Unterschiede im unteren Dreieck

Diese Ergebnisse (siehe Tab.14) zeigten, daß LLh/1 und LLh/2 im Merkmal Blütenblattlänge von LLh signifikant verschieden sind, sich aber nicht signifikant voneinander unterscheiden. Der Klon LLh/2 besitzt signifikant schmalere Blütenblätter im Vergleich zu LLh und LLh/1, für letztere Klone konnte kein Unterschied der Blütenblattbreite nachgewiesen werden. Es kann anhand dieser Untersuchungen davon ausgegangen werden, daß bei dem Klon LLh/2 neben einem Anthocyandefekt in der L1 auch eine Wachstums-
hemmung vorliegt, die zu kleineren und schmaleren Blütenblättern führt. Eine Verdopplung der anthocyandefekten L1 von LLh, wie sie im Klon LLh/2 vorliegt, resultiert in einer etwas geringeren Petalenlänge, jedoch keiner signifikanten Veränderung der Petalenbreite.

Nach Kolchizinapplikation der Varianten LLh, LLh/1 und LLh/2 konnten an den behandelten Pflanzen keine Veränderungen des Ploidiegrades beobachtet werden und es kam nicht zu der gewünschten Fertilisierung der sterilen Klone durch Induktion von Allopolyploiden. Somit erwiesen sich die Segregation der LLh-Varianten durch Selbstung und genetische Analysen der L2-Komponente als nicht möglich.

Eine *in vitro*-Kallusbildung wurde bei allen drei Klonen nicht erreicht, doch ließen sich Sproßspitzen über einen gewissen Zeitraum kultivieren. Besondere Schwierigkeiten bei der *in vitro*-Kultur bereiteten die intensiven phenolischen Ausscheidungen der Explantate, die durch die Zugabe von Polyvinylpyrrolidon (PVP) zum Nährmedium und mehrmaliges Umsetzen der Explantate reduziert werden konnten.

Wurzelaustriebe ließen sich nur bei der Variante LLh/1 induzieren, sie starben aber vor der Blüte ab, so daß eine Aussage über die genetische Konstitution der L3 nicht möglich war.

Spontan traten während des Untersuchungszeitraumes an den Varianten von LLh (außer bei LLh/1) L1-Perforationen, im Blütenblatt ablesbar, auf (Abb.44). Sie zeigten, daß 'Ville de Paris' als Innenkomponente noch vorhanden ist. Ebenfalls waren an LLh und LLh/2 L1-Reduplikationen zu beobachten (Abb.45), die zu einheitlich hellila Petalen führten. Ein hellilafarbener Klon von LLh/2 konnte jedoch nicht etabliert werden.



Abb.44: L1-Perforation an *Pelargonium* LLh/2



Abb.45: L1-Reduplikation an *Pelargonium* LLh/2

Blütenblattquerschnitte an LLh und den Varianten zeigten, daß Blütenfarbstoff sowohl in der oberen als auch der unteren Epidermis, aber nicht im Mesophyll gebildet wird. Dabei ist die Farbstoffsynthese der Sternmustervarianten im Bereich der Petalenmitte in der oberen Epidermis intensiver als in der unteren Epidermis (Abb.46). In der oberen Epidermis von LLh und LLh/2 konnte ein allmählicher Farbübergang zwischen Petalenbinnenfeld und -rand beobachtet werden. Das weist auf eine Partnerinduktion von subepidermalem, anthocyanintaktem, L2-bürtigem zu epidermalem, anthocyandefektem, L1-bürtigem Gewebe in der Petalenmitte sowie zwischen den Epidermiszellen hin.



Abb.46: Blütenblattquerschnitt von *Pelargonium* LLh im Binnenfeldbereich

Am Laubblatt der Variante LLh/1 bildete sich bei intensiver Sonneneinstrahlung (Sommermonate) ein gelb-weißer Rand aus. Hier ist anzunehmen, daß in L1 und L2 neben dem Anthocyandefekt auch ein Defekt der Plastiden vorliegt, der in Abhängigkeit von den Umweltfaktoren sichtbar wird.

Spontane Entmischungen im Blütenblattbereich sowohl durch L1-Reduplikation als auch L1-Perforation, die Farbstofflokalisierung und das Auffinden der seitlichen Partnerinduktion in der Blütenblattepidermis bei *Pelargonium* LLh und LLh/2 sowie der Vergleich der Blütenblattgrößen der LLh-Varianten lassen bei LLh und LLh/2 auf ein histogenetisch bedingtes Sternmuster der Petalen schließen.

3.4 Analysen bei *Phlox* L.

Das Sternmuster der Petalen bei *Phlox subulata* ‘Striped Candy’ lässt sich aufgrund mikroskopischer Untersuchungen am Blütenblatt mit großer Wahrscheinlichkeit als chimärisch bedingt einschätzen. In der Epidermis wird nur im Bereich des Binnenfeldes Farbstoff gebildet, der Übergang von rosafarbenen zu weißen Epidermiszellen erfolgt all-

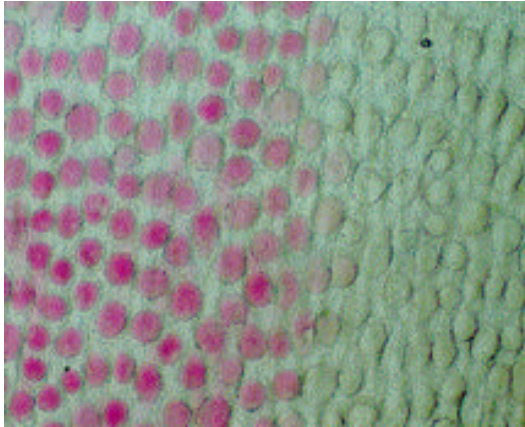


Abb.47: Obere Epidermis eines Blütenblattes von *Phlox* ‘Striped Candy’ im Übergangsbereich von Petalenbinnenfeld zu -rand

mählich (Abb.47). Das gesamte Mesophyll enthält kein Anthocyan. Infolgedessen ist die Musterbildung durch Partnerinduktion zwischen genetisch verschiedenen Schichten bei ‘Striped Candy’ anzunehmen. Genotypisch rotes, L2-bürtiges Mesophyllgewebe induziert in dem Petalenbinnenfeld die Anthocyanbildung in der darüberliegenden, anthocyandefekten, L1-bürtigen Epidermis. Die seitliche partnerinduktive Wirkung in der Epidermis erstreckt sich über ca. 3-4 Zellen (Abb.47).

An dem Pflanzenmaterial wurden im Untersuchungszeitraum rote Blüten (L1-Perforation) beobachtet, aber Einzelpflanzen mit diesem Merkmal konnten nicht etabliert werden. Völlig weiße Blüten, möglich durch L1-Reduplikation, traten dagegen nie auf.

Phlox subulata ließ sich *in vitro* auf einem MS-Medium mit der halben Makronährstoffkonzentration nicht kultivieren, die Sprosse starben nach kurzer Zeit ab.

Durch Kolchizinapplikation (0,2 %) mittels Auftropfen auf die Sproßspitze konnte bisher keine Ploidiechimäre oder höherploide Pflanze gewonnen werden. In Kolchizinlösung getauchte Sprosse waren nicht lebensfähig, sie starben schon vor einer Bewurzelung ab.

Die auf die Epidermis begrenzte Anthocyanbildung im Petalenbinnenfeld, die seitliche Partnerinduktion bei den Epidermiszellen zwischen Petalenmitte und Petalenrand sowie die spontane L1-Perforation im Blütenblattbereich deuten auf ein histogenetisch bedingtes Blütenmuster von *Phlox subulata* ‘Striped Candy’ hin.

3.5 Mikroskopische Untersuchungen an *Rhododendron* L.

Mikroskopische Blütenblattuntersuchungen an einer rotblühenden Sorte von *Rhododendron simsii* zeigten, daß bei dieser Art sowohl in der Epidermis als auch im Mesophyll Anthocyan synthetisiert werden kann.

Bei *Rhododendron simsii* 'Inga', dessen Blüten ein Sternmuster besitzen, wurde die Farbstoffverteilung im Blütenblatt analysiert. Obere und untere Epidermis sind im Randbereich des Blütenblattes weiß, bilden aber über dem rosa Binnenfeld Anthocyan aus, währenddessen im Mesophyll keines nachweisbar ist. L2-bürtiges, genotypisch rotes Mesophyllgewebe (phänotypisch weiß) induziert in der darüberliegenden, anthocyandefekten, L1-bürtigen Epidermis die Farbstoffbildung im Binnenfeldbereich. Offenbar bildet L1-bürtiges Gewebe nicht nur die Epidermis des Blütenblattes, sondern auch im Randbereich das Mesophyll (sichtbar durch den weißen Blütenblattrand). Den Untersuchungen zufolge ist *Rhododendron simsii* 'Inga' wahrscheinlich eine Chimäre mit weißer Außen- (L1) und roter Innenkomponente (L2, L3).

An zwei weiteren Sorten von *Rhododendron simsii* (einer einfachblühenden und einer gefüllten Sorte) mit Sternblütenmuster konnte durch Mikroskopie eine andere Farbstoffverteilung festgestellt werden. In den Blütenblattrandbereichen bildeten die Epidermen keinen sichtbaren Farbstoff, doch im Binnenfeld waren die Epidermiszellen rosa gefärbt (Abb.48, Abb.50). Das darunterliegende Mesophyll enthielt roten Farbstoff (Abb.49, Abb.50). Die seitliche Partnerinduktion wirkte in der Epidermis über mehrere Zellen (Abb.48). Rote Flecke im Innenbereich der Petalen, die genetisch bedingt sind, zeigten sowohl in der oberen Epidermis als auch im Mesophyll eine intensive, rote Anthocyanfärbung.

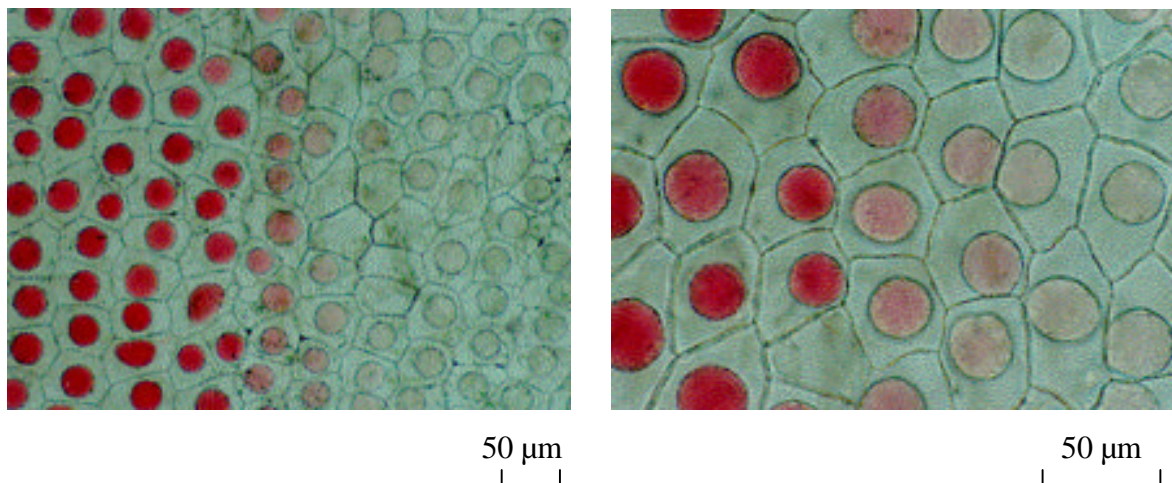


Abb.48: Obere Epidermis von *Rhododendron simsii*, ungefüllt im Bereich des Übergangs von Petalenbinnenfeld zu -rand in der Aufsicht (seitliche Partnerinduktion), Aufnahme in verschiedenen Vergrößerungen

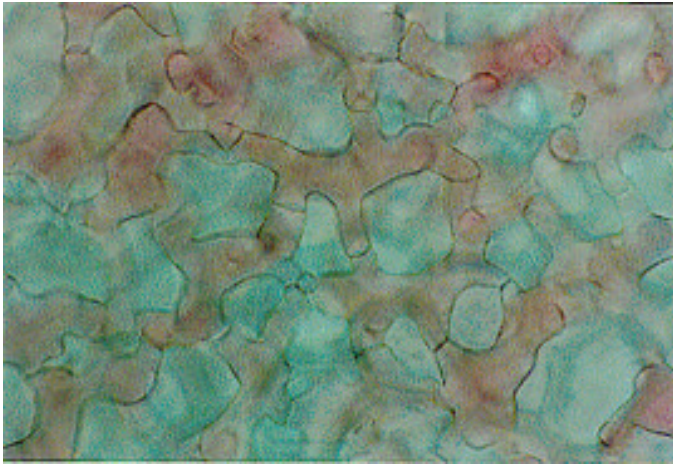


Abb.49: Mesophyll von *Rhododendron simsii*, ungefüllt im Petalenbinnenfeld in der Aufsicht

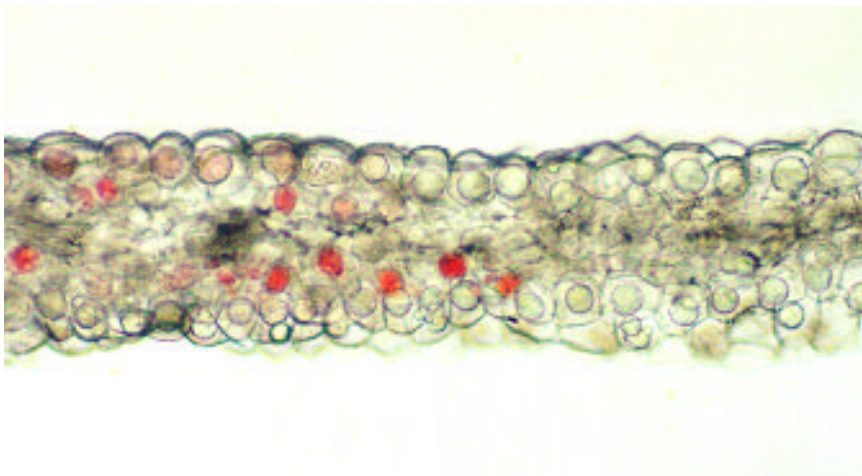


Abb.50: Blütenblattquerschnitt von *Rhododendron simsii*, ungefüllt im Übergangsbereich von Petalenbinnenfeld zu -rand

Die Befunde der mikroskopischen Blütenblattanalysen an den gemusterten *Rhododendron simsii* wie Farbstoffausbildung in Epidermis oder Epidermis und Mesophyll (Petalenbinnenfeld) sowie die seitliche Partnerinduktion bei den Epidermiszellen zwischen Petalenmitte und Petalenrand deuten auf das Vorliegen einer histogenetisch bedingten Sternmusterung in der Petalenfärbung bei den untersuchten Sorten hin. Der weiße Petalenrand wird dabei wahrscheinlich von L1-bürtigem Gewebe gebildet, L2-bürtiges, anthocyanintaktes Mesophyll induziert in der darüberliegenden L1-bürtigen, anthocyandefekten Epidermis die Anthocyansynthese.

3.6 Analysen bei *Saintpaulia* H. WENDL.

3.6.1 Mikroskopische Untersuchungen des Blütenblattes

Anhand von Blütenblattquerschnitt-Frischpräparaten und Epidermisabzügen wurde die Farbstoffbildung aller vorhandenen ‘Chimera’-Sorten geprüft. ‘Jantien’ zeigte in der oberen Epidermis des Randbereiches eine hellviolette und im Binnenbereich eine dunkelviolette Zellfärbung, der Übergang zwischen beiden Bereichen erfolgte allmählich. In der unteren Epidermis war die Farbstoffintensität geringer als in der oberen. Wie im Querschnitt zu sehen, enthielten einige Mesophyllzellen unter der oberen Epidermis blauen Farbstoff (Abb.51). Jedoch war Anthocyan im Mesophyll von Blütenblattquerschnitt-Frischpräparaten bei *Saintpaulia* wegen der Löslichkeit und der großlumigen Zellen (besonders unter der oberen Epidermis) nur schwer nachzuweisen. Die Gewebestrukturen von *Saintpaulia*-Blütenblättern wurden anhand von Querschnitten an Dauerpräparaten (Kunststoff) studiert (Abb.52).

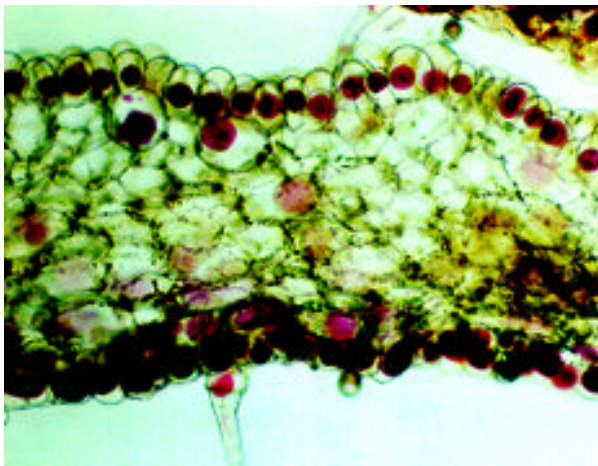


Abb.51: Blütenblattquerschnitt von *Saintpaulia ionantha* ‘Jantien’

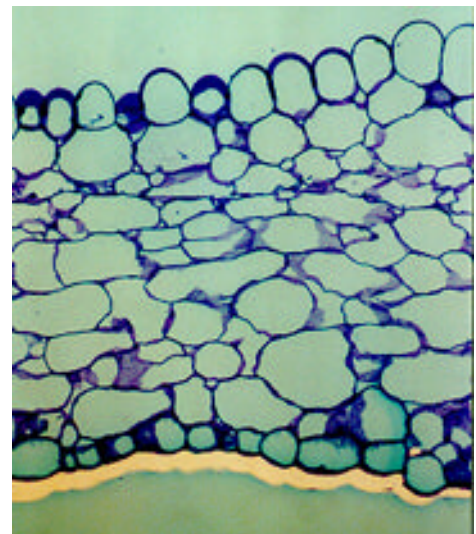


Abb.52: Blütenblattquerschnitt von *Saintpaulia ionantha* im Kunststoff-Dauerpräparat, Färbung mit Toluidinblau

Durch eine aufgetretene L1-Perforation bei ‘Jantien’ gelangte L2-bürtiges Gewebe in die Epidermis-Position und der Phänotyp der L2-Komponente - die blaue Blütenfarbe - wurde makroskopisch sichtbar. Somit entsteht das Dunkelviolett in der Epidermis des Binnenfeldbereiches durch Partnerinduktion zwischen L1-bürtigem (hellviolett) und L2-bürtigem Gewebe (blau) als intermediärer Farbton.



Abb.53: L1-Perforation in der Blüte
bei *Saintpaulia ionantha*
'Mandy'

Bei 'Mandy' sind die Epidermen anthocyandefekt und erschienen am Petalenrand weiß, doch in der Petalenmitte wird blauer Farbstoff in den oberen und unteren Epidermiszellen durch Partnerinduktion gebildet. Anthocyan in geringem Umfang war im Mesophyll des Petaleninnenfeldes nachweisbar. Der Phänotyp des L2-bürtigen Gewebes (dunkelblau) wurde nach Sektorbildung im Blütenblatt durch L1-Perforation visuell erkennbar (Abb.53). Im mikroskopischen Bild ist die unterschiedliche Farbstoffbildung in der Epidermis durch Partnerinduktion

(von L2-bürtigem Gewebe zu L1-bürtigem Gewebe) und durch Platzierung von L2-bürtigem Gewebe in die Epidermis-Position klar abgegrenzt. Durch Induktion des anthocyanintakten, L2-bürtigen Gewebes wird in der Epidermis des Binnenfeldes hellblauer Farbstoff gebildet. Der gleiche Farbton entsteht in der Epidermis bei seitlicher Partnerinduktion im Übergangsbereich zwischen weißem Petalenrand und dunkelblauem Sektor (L2-bürtiges Gewebe durch L1-Perforation in Epidermis-Position). Veranschaulicht wird hiermit das Phänomen der Partnerinduktion, das sonst nur indirekt sichtbar ist (Abb.54). Die seitliche Beeinflussung durch Partnerinduktion in der Epidermis läßt sich über mehrere Zellen beobachten.

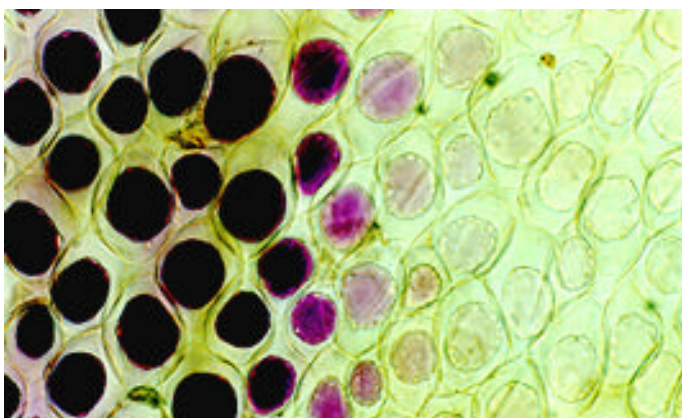


Abb.54: Partnerinduktion in oberer Epidermis bei dunkelblauem Sektor an *Saintpaulia ionantha* 'Mandy' (Blütenblatt, Aufsicht)

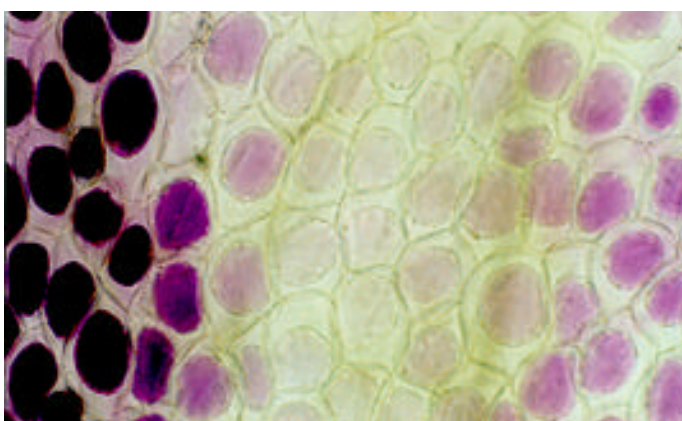


Abb.55: Partnerinduktion in oberer Epidermis bei *Saintpaulia ionantha* 'Mandy' (Blütenblatt, Aufsicht);
links: Induktion horizontal vom Sektor,
rechts: Induktion vertikal von subepidermalem Gewebe zur Epidermis



Abb.56: Blütenblattquerschnitt von *Saintpaulia ionantha* 'Tineke' im Übergangsbereich von Petalenbinnenfeld zu -rand

Mikroskopische Blütenblattpräparate von 'Tineke' zeigten eine gleiche Farbstoffverteilung wie die der anderen Sorten. Anthocyan wird in der oberen und unteren Epidermis gebildet. Im Binnenfeld induziert L2-bürtiges Mesophyllgewebe in der cremefarbenen oberen und unteren Epidermis blauen Farbstoff. Gleichfalls kommt es im Mesophyll zu einer geringen Farbstoffbildung (rosa bzw. blau) (Abb.56).

Analog zu 'Tineke' verhält sich *Saintpaulia* 'Valerie', nur daß hier der rosa Farbstoff in den Epidermiszellen und im Mesophyll in einer größeren Intensität gebildet wird.

Saintpaulia 'Amanda' zeigt im Binnenfeldbereich der Petalen intensiven, roten Farbstoff in oberer und unterer Epidermis sowie schwach rotgefärbte Mesophyllzellen. Epidermiszellen des Blütenblattrandes erscheinen hellrot, im Randmesophyll wird wenig Anthocyan gebildet (Abb.57, Abb.58). Bei den Epidermiszellen im Übergangsbereich zwischen Petalenbinnenfeld und Petalenrand läßt sich eine seitliche Partnerinduktion beobachten (Abb.57).

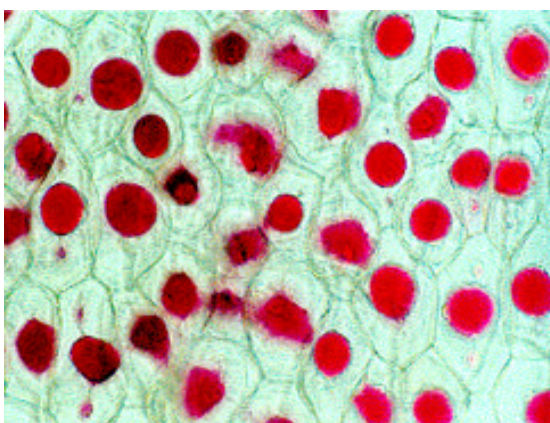


Abb.57: Obere Epidermis von *Saintpaulia ionantha* 'Amanda' im Bereich des Übergangs vom Petalenbinnenfeld zum -rand (seitliche Partnerinduktion)

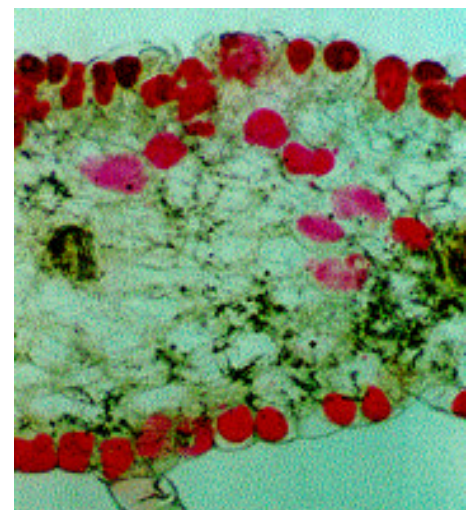


Abb.58: Blütenblattquerschnitt von *Saintpaulia ionantha* 'Amanda' im Bereich des Übergangs vom Petalenbinnenfeld zum -rand

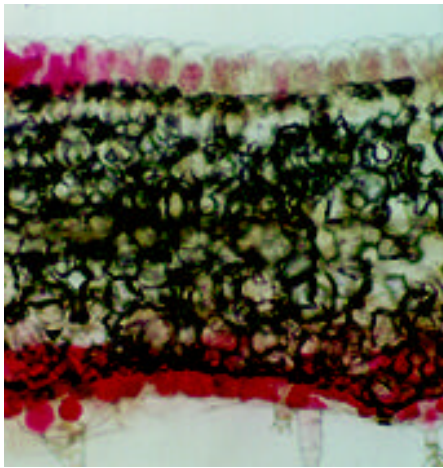


Abb.59: Blütenblattquerschnitt (nicht infiltriert) von *Saintpaulia* 'Myrthe' im Übergangsbereich vom Petalenbinnenfeld zum –rand

Die Epidermen von 'Myrthe' sind im Randbereich völlig weiß, darauf folgt eine Übergangszone bis zu intensiv gefärbten roten Zellen in der Petalenmitte (seitliche Partnerinduktion), wobei der Übergang in oberer und unterer Epidermis zwischen Weiß und Rot räumlich versetzt sein kann (Abb.59). Farbstoff im Mesophyll des Binnenfeldes konnte nur in geringem Umfang beobachtet werden.

3.6.2 Segregation

3.6.2.1 Blattstecklinge

Homohistische Pflanzen der L1-Komponente konnten von den sechs Sorten durch Regenerate an Blattstecklingen erhalten werden. Die Pflanzen blühten jeweils in der Farbe des Blütenblattrandes, weiß bei 'Mandy', creme bei 'Tineke', hellviolett bei 'Jantien', rot bei 'Amanda' und rosa bei 'Valerie' (Abb.61). Sternmuster oder andere Blütenfarben traten an den Regeneraten nicht auf, doch blühten Blattstecklingsregenerate von 'Myrthe' zweifarbig. Die Blütenform ähnelt der der Ausgangspflanze, doch das Muster entspricht nicht dem chimärischen Sternmuster. Innerhalb der weißen Blüten befindet sich ein rotes Auge, das in der Ausdehnung und Intensität variiert (Abb.60). Es ist anzunehmen, daß auch in der Ausgangsform von 'Myrthe' die gleiche Musterung wie im Blattstecklingsregenerat vorhanden ist, aber durch Partnerinduktion verdeckt bzw. phänotypisch nicht ausgeprägt wird.

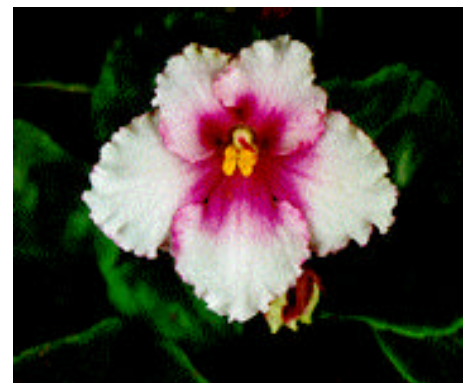


Abb.60: Vergleich der Blüten des Blattstecklingsregenerates und der Ausgangspflanze von *Saintpaulia* 'Myrthe'; links: Ausgangspflanze, rechts: Blattstecklingsregenerat



‘Tineke’



‘Jantien’



‘Valerie’



‘Mandy’



‘Amanda’

Abb.61: Blüten der Blattstecklingsregenerate der ‘Chimera’-Sorten von *Saintpaulia*

3.6.2.2 Selbstungen

Eine Segregation der L2-Komponente sollte durch Selbstung des Pflanzenmaterials erreicht werden, da die Gameten in der Regel von der L2 gebildet werden. ‘Jantien’ und ‘Tineke’ setzten nach der Selbstung Samen an, aber bei ‘Mandy’ hatte der Pollen eine so geringe Fertilität, daß es zu keiner Samenbildung kam. Bestäubungen mit Pollen anderer *Saintpaulia*-Sorten brachten ebenfalls keinen Samenansatz. Wegen der späten zeitlichen Verfügbarkeit konnten die Sorten ‘Amanda’, ‘Myrthe’ und ‘Valerie’ in die Selbstungen nicht mehr einbezogen werden.

Bei der Sorte ‘Jantien’ kamen insgesamt 93 Sämlinge zur Blüte, 6 Pflanzen starben vor der Blüte ab. Die Sämlinge blühten dunkelblau und rosa, zwei Pflanzen zeigten violette Blüten (Abb.62). Gleichzeitig zu der Aufspaltung des Blütenfarbmerkmals waren Unterschiede im Füllungsgrad der Blüten zu erkennen. Es traten gefüllte, halbgefüllte sowie einfachblühende Sämlinge auf, wobei sich die Abgrenzung der Füllungstypen wegen fließender Übergänge als schwierig erwies. In den Tabellen 15 bis 17 (Tab.15-Tab.17) wird ein Überblick der Merkmalsaufspaltungen gegeben.



Abb.62: Übersicht der Blütentypen der Sämlinge von *Saintpaulia ionantha* 'Jantien'

Tab.15: Ergebnisse der Selbstung von *Saintpaulia ionantha* 'Jantien'

Blütenfarbe/ -füllung	Blau einfach	Blau halbgefüllt	Blau gefüllt	Rosa einfach	Rosa halbgefüllt	Rosa gefüllt	Violett halbgefüllt
Anzahl	50	22	9	7	2	1	2
prozentual	53,76%	23,65%	9,68%	7,53%	2,15%	1,08%	2,15%

Tab.16: Aufspaltung des Merkmals Blütenfarbe bei der Selbstung von *Saintpaulia ionantha* 'Jantien'

Blütenfarbe	Blau	Rosa	Violett
Anzahl	81	10	2
prozentual	87,1 %	10,75 %	2,15 %
Aufspaltung	8	1	0,2

Tab.17: Aufspaltung des Merkmals Blütenfüllung bei der Selbstung von *Saintpaulia ionantha* 'Jantien'

Blütenfüllung	einfach	halbgefüllt	gefüllt
Anzahl	57	26	10
prozentual	61,29 %	27,96 %	10,75 %
Aufspaltung	6	3	1

Aus den Tabellen läßt sich ablesen, daß die Mehrzahl der Sämlinge blau blühte und daß Pflanzen mit ungefüllten Blüten überwiegen. Eine 2:1-Aufspaltung des Blütenmerkmals ungefüllt : gefüllt/halbgefüllt sowie eine 8:1-Aufspaltung von Blau zu Rosa ist bei 'Jantien' sehr wahrscheinlich.

Heterogenität der Sämlingsnachkommenschaft war auch bei der Pflanzen- und Blütengröße erkennbar, wobei eine eindeutige Bonitur dieser Eigenschaften nicht durchgeführt werden konnte. An einem blauen Sämling von 'Jantien' trat ein rosafarbener, in der Epidermis sichtbarer Sektor in der Blüte auf, an einem anderen Sämling ein hellvioletter.

Die Ergebnisse der Selbstung von 'Tineke' zeigten den heterozygoten Zustand der L2. Innerhalb der Nachkommenschaft ließ sich anhand des Laubblattes schon eine 2:1-Aufspaltung in anthocyanführende Sämlinge (25) und in völlig anthocyandefekte Sämlinge (12) erkennen. Diese Einteilung ging einher mit der Aufspaltung der F1-Generation in 'nicht weißblühende' (25) und weißblühende Pflanzen (12) (Abb.63, Tab.18). Anthocyanführende Sämlinge blühten blau oder cremefarben (sehr helles Rosa), wobei die blaublühenden Pflanzen von hell- bis dunkelblau variierten und ein Teil von ihnen außerdem einen sehr schmalen, leicht gekräuselten, weißen Blütenblattrand hatte, wie er auch bei anderen

Saintpaulia-Sorten vorkommt (ERHARDT & ERHARDT, 1993). Außerdem unterschieden sich die generativen Nachkommen von ‘Tineke’ in den Merkmalen Blütenfüllung, -größe und -form (Abb.63). Einfach blühende Nachkommen (30) traten in der Überzahl auf.



Abb.63: Übersicht der Blütentypen einiger Sämlinge von *Saintpaulia ionantha* ‘Tineke’

Tab.18: Aufspaltung des Merkmals Blütenfarbe bei der Selbstung von *Saintpaulia ionantha* ‘Tineke’

Blütenfarbe	Blau (z.T. mit weißem Rand)	Cremerfarben	Weiß
Anzahl	18	7	12
prozentual	48,65 %	18,92 %	32,43 %

3.6.2.3 *In vitro*-Kultur

Als weitere Methode zur Segregation von Chimären und gleichzeitig als Regenerationsversuch wurde eine *in vitro*-Kalluskultur von *Saintpaulia* ‘Mandy’, ‘Jantien’ und ‘Tineke’ angelegt. Wie schon bei den Selbstungen konnten ‘Amanda’, ‘Myrthe’ und ‘Valerie’ nicht in diese Versuche einbezogen werden. Desinfizierte junge Blüten und Blütenknospen der Gewächshauspflanzen wurden auf Heterotrophmedium nach JUNGnickel & Gliemeroth (1986), modifiziert nach Zaid (1989) mit einem Zusatz von 1 mg/l BAP und 1 mg/l IES, kultiviert. Die Regeneration erfolgte unter Verdunklung nach 4 bis 6 Wochen ohne Kallusphase durch sofortige Adventivsproßbildung auf den Blütenblattexplantaten. Nach Vereinzelung wurden die Sprosse auf das gleiche Nährmedium ohne BAP-Zusatz gebracht (Abb.64). Dort bewurzelten sie und wurden anschließend in Erde überführt oder eine Passage auf dem Heterotrophmedium ohne Phytohormonzusatz wurde zwischengeschaltet. Nicht vollständig vereinzelte Sprosse können über mehrere Passagen auf IES-haltigem Heterotrophmedium kultiviert werden.

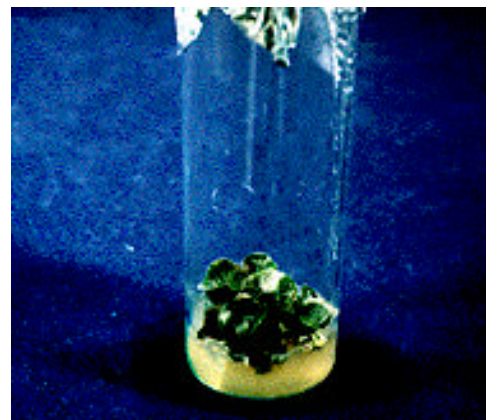
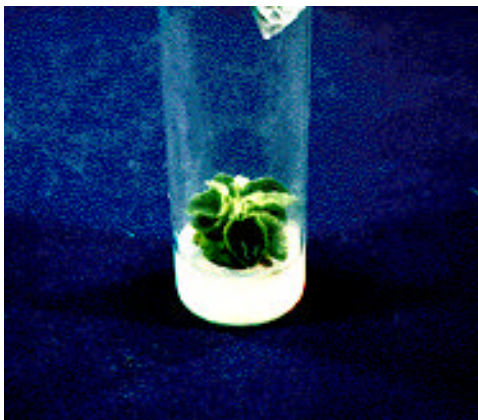


Abb.64: *Saintpaulia*-*in vitro*-Regenerate aus Blütenblättern; links: ‘Mandy’, rechts: ‘Tineke’

Alle regenerierten Pflanzen wurden auf ihre Blütenfarbe bonitiert. Der überwiegende Teil der Regenerate blühte in der Farbe des Blütenblattrandes der Ausgangspflanzen (Daten in Tab.19). Bei der Sorte ‘Jantien’ trat an einem Ausnahmeregenerat das Sternblütenmuster der Ausgangspflanze wieder auf.

Häufig konnte eine Variation in der Blütenblattanzahl der aus *in vitro* regenerierten Pflanzen beobachtet werden, wobei auch an den Ausgangspflanzen gelegentlich solche Abweichungen, besonders bei hohen Temperaturen, vorkommen. ‘Mandy’-Regenerate besaßen

in der Überzahl sechs anstatt der bei *Saintpaulia* üblichen fünf Petalen. Ebenso erhöhte sich nach der *in vitro*-Kultur die Zahl der ausgebildeten Antheren bei 'Mandy' auf fünf. Zwei Pflanzen mit einer Weiß-Grün-Scheckung und eine Pflanze mit sektorial geteilten Weiß/Grün-Laubblättern entstanden innerhalb der *in vitro*-Nachkommenschaft von 'Mandy'. Blattstecklinge der gescheckten Pflanzen bildeten neben völlig grünen (Mehrzahl) auch weiß-grüne Regenerate (Abb.65). Bei mikroskopischen Untersuchungen von gescheckten Laubblättern im Querschnitt und in der Aufsicht (Abb.66, Abb.67) konnten bisher keine Mischzellen gefunden werden. Weiße Bereiche der Blätter entstehen durch Zellen mit weißen Plastiden in der Palisaden- und Schwammparenchymsschicht, gelbliche bzw. hellgrüne Bereiche entstehen dagegen durch weiße Palisadenzellen, die von Schwammparenchymzellen mit grünen Plastiden unterlagert werden. Unter den *in vitro*-Regeneraten von 'Tineke' wurde ebenfalls eine variegated Pflanze gefunden. Es ist denkbar, daß *in vitro* noch eine größere Anzahl variegater Sprosse entstand, die schon in sehr frühen Kulturstadien abstarben und nicht als solche erkannt wurden.



Abb.65: Blattstecklingsregenerat einer weiß-grün gescheckten *in vitro*-Pflanze von *Saintpaulia ionantha* 'Mandy'

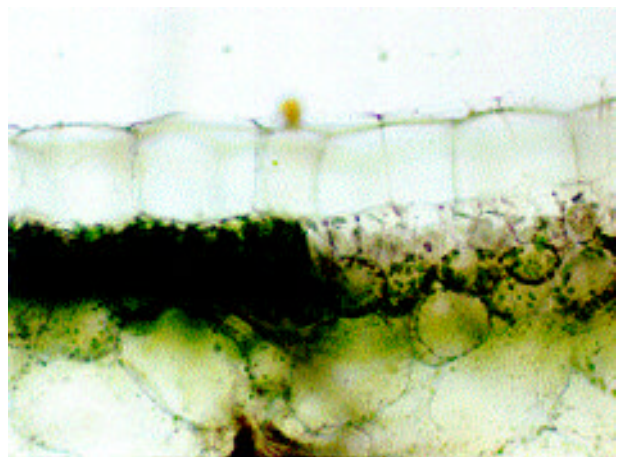


Abb.66: Laubblattquerschnitt im maculaten Bereich (Ausschnitt mit oberer Epidermis) der gescheckten Pflanze von *Saintpaulia ionantha* 'Mandy'

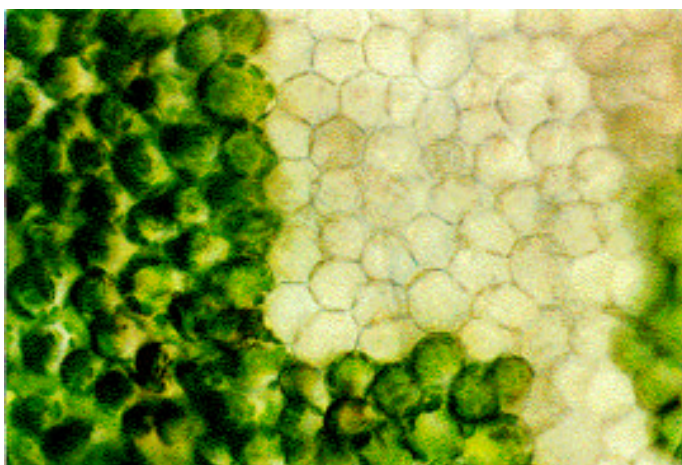


Abb.67: Palisadenzellen eines maculaten Laubblattes der gescheckten Pflanze von *Saintpaulia ionantha* 'Mandy' in der Aufsicht

Tab.19: Übersicht der Ergebnisse der *in vitro*-Regeneration aus Blütenblättern von *Saintpaulia ionantha* ‘Jantien’, ‘Mandy’ und ‘Tineke’

Sorte	Anzahl blühender Regenerate	Anzahl der Regenerate mit Blütenblattrand-farbe	Anzahl der Regenerate mit Stern-blütenmuster	Anzahl der variegaten Regenerate
‘Jantien’	76	75	1	0
‘Mandy’	46	46	0	3
‘Tineke’	134	134	0	1

3.6.3 Anthocyanverteilung im Laubblatt

Bei den Bonituren der verschiedenen Regenerattypen der ‘Chimera’-Sorten ließen sich Unterschiede im Phänotyp der Laubblätter betreffs Farbe und Anthocyangehalt deutlich erkennen. Diese Unterschiede wurden makroskopisch erfaßt und die Anthocyanverteilung anhand von Querschnittsfrischpräparaten der Blattspreite und des Blattstieles untersucht. Die Ergebnisse der Analysen sind in den folgenden zwei Tabellen (Tab.20, Tab.21) dargestellt.

Tab.20: Charakterisierung des Phänotypes der Laubblätter der ‘Chimera’-Sorten von *Saintpaulia ionantha* und ihrer Regenerate

Sorte	Ausgangspflanze	Blattstecklingsregenerat	<i>in vitro</i> -Regenerat	Sämling
‘Amanda’	dunkelgrüne, längliche Blätter, Blattrand gebuchtet, Blattunterseite und Blattstiel anthocyangefärbt, Blattrippen heller	dunkelgrüne, runde Blätter, Blattrand gebuchtet, Blattunterseite und Blattstiel anthocyangefärbt, Blattrippen hell		
‘Jantien’	dunkelgrüne, längliche Blätter, Blattrand gezackt, Blattunterseite nur an Blattrippen anthocyangefärbt, Blattstiel leicht anthocyangefärbt	hellgrüne, längliche bis runde Blätter, Blattrand gezackt, Blattunterseite nur an Blattrippen anthocyangefärbt, Blattstiel anthocyangefärbt	hellgrüne, länglich bis runde Blätter, Blattrand glatt, Blattunterseite nur an Blattrippen anthocyangefärbt, Blattstiel anthocyangefärbt	mittelgrüne, ovale bis runde Blätter, Blattrand gezackt, Blattunterseite nur an Blattrippen anthocyangefärbt, Blattstiel anthocyangefärbt
‘Mandy’	dunkelgrüne, längliche Blätter, Blattrand gezackt bis gewellt, Blattunterseite, Blattrippen und Blattstiel anthocyangefärbt	hellgrüne, länglich-spitze Blätter, Blattrand gebuchtet, Blattunterseite und Blattstiel ohne Anthocyan	hellgrüne, länglich-spitze Blätter, Blattrand gebuchtet, Blattunterseite und Blattstiel ohne Anthocyan	
‘Myrthe’	dunkelgrüne, runde Blätter, Blattrand gebuchtet, Blattunterseite und Blattstiel anthocyangefärbt, Blattrippen hell	hellgrüne, runde Blätter, Blattrand glatt, Blattunterseite und Blattstiel ohne Anthocyan		
‘Tineke’	dunkelgrüne, längliche Blätter, Blattrand gebuchtet bis gewellt, Blattunterseite intensiv anthocyangefärbt, Blattrippen hell, Blattstiel anthocyangefärbt	dunkelgrüne, längliche Blätter, Blattrand gebuchtet bis gewellt, Blattunterseite intensiv anthocyangefärbt, Blattrippen hell, Blattstiel anthocyangefärbt	dunkelgrüne, längliche Blätter, Blattrand gebuchtet bis gewellt, Blattunterseite intensiv anthocyangefärbt, Blattrippen hell, Blattstiel anthocyangefärbt	A) hellgrüne, länglich-spitze Blätter, Blattrand gebuchtet, Blattunterseite und Blattstiel ohne Anthocyan B) dunkelgrüne, längliche Blätter, Blattrand gebuchtet bis gewellt, Blattunterseite anthocyangefärbt, Blattrippen hell, Blattstiel anthocyangefärbt
‘Valerie’	dunkelgrüne, längliche Blätter, Blattrand gebuchtet bis gewellt, Blattunterseite und Blattstiel anthocyangefärbt, Blattrippen hell	dunkelgrüne, längliche Blätter, Blattrand gebuchtet bis gewellt, Blattunterseite und Blattstiel anthocyangefärbt, Blattrippen hell		

Tab.21: Übersicht der Anthocyanverteilung in Laubblattgeweben der‘Chimera’-Sorten von *Saintpaulia ionantha* und ihrer Regenerate

Sorte	Ausgangspflanze	Blattstecklingsregenerat	<i>in vitro</i>-Regenerat	Sämling
‘Amanda’	<u>Blatt</u> : Anthocyan unter der Palisadenschicht und in der unteren Epidermis <u>Blattstiel</u> : Anthocyan in 2. bis 3. Zellschicht und um die Leitgefäße	<u>Blatt</u> : Anthocyan unter der Palisadenschicht und in der unteren Epidermis <u>Blattstiel</u> : Anthocyan in 2. bis 3. Zellschicht		
‘Jantien’	<u>Blatt</u> : Anthocyan nur an den Blattrippen in 2. Zellschicht <u>Blattstiel</u> : Anthocyan in 2. bis 3. Zellschicht	<u>Blatt</u> : Anthocyan nur an den Blattrippen in 2. Zellschicht <u>Blattstiel</u> : Anthocyan in 2. bis 4. Zellschicht	<u>Blatt</u> : Anthocyan nur an den Blattrippen in 2. Zellschicht <u>Blattstiel</u> : Anthocyan in 2. Zellschicht	<u>Blatt</u> : anthocyanfrei <u>Blattstiel</u> : Anthocyan in 2. Zellschicht
‘Mandy’	<u>Blatt</u> : Anthocyan unter der Palisadenschicht, z.T. um die Leitgefäße <u>Blattstiel</u> : Anthocyan in 2. bis 3. Zellschicht, z.T. um die Leitgefäße	<u>Blatt</u> : anthocyanfrei <u>Blattstiel</u> : anthocyanfrei	<u>Blatt</u> : anthocyanfrei <u>Blattstiel</u> : anthocyanfrei	

Fortsetzung Tab.21

Sorte	Ausgangspflanze	Blattstecklingsregenerat	<i>in vitro</i>-Regenerat	Sämling
‘Myrthe’	<u>Blatt</u> : Anthocyan unter der Palisadenschicht und in der unteren Epidermis <u>Blattstiel</u> : Anthocyan in der 2. bis 3. Zellschicht	<u>Blatt</u> : anthocyanfrei <u>Blattstiel</u> : anthocyanfrei		
‘Tineke’	<u>Blatt</u> : Anthocyan unter der Palisadenschicht und in der unteren Epidermis <u>Blattstiel</u> : Anthocyan in 2. Zellschicht	<u>Blatt</u> : Anthocyan unter der Palisadenschicht <u>Blattstiel</u> : Anthocyan in der 2. bis 3. Zellschicht	<u>Blatt</u> : Anthocyan unter der Palisadenschicht und in der unteren Epidermis <u>Blattstiel</u> : Anthocyan in der 2. bis 3. Zellschicht	A) <u>Blatt</u> : anthocyanfrei <u>Blattstiel</u> : anthocyanfrei B) <u>Blatt</u> : Anthocyan unter der Palisadenschicht und in der unteren Epidermis <u>Blattstiel</u> : Anthocyan in der 2. bis 3. Zellschicht
‘Valerie’	<u>Blatt</u> : Anthocyan unter der Palisadenschicht <u>Blattstiel</u> : Anthocyan in der 2. bis 3. Zellschicht	<u>Blatt</u> : Anthocyan unter der Palisadenschicht und in der unteren Epidermis <u>Blattstiel</u> : Anthocyan in der 2. bis 3. Zellschicht		

Wie aus den vorangestellten Tabellen zu erkennen, wirkt sich der Anthocyandefekt der L1 bei 'Mandy' und 'Myrthe' nicht nur auf die Blüten- sondern auch auf die Laubblätter aus. L1-bürtige Regenerate (*in vitro*/Blattsteckling) zeigen Laubblätter ohne Anthocyan, währenddessen in den chimärischen Ausgangspflanzen dieser Farbstoff noch enthalten ist.



Bei 'Mandy' trat nach einem längeren Beobachtungszeitraum an einigen jungen Laubblättern der Ausgangspflanze ein hellgrüner, jedoch nicht durchgehender Rand auf, der auf eine Reduplikation der anthocyandefekten L1 zurückgeführt wird (Abb.68).

Abb.68: L1-Reduplikation im Laubblatt von *Saintpaulia ionantha* 'Mandy'

Weiterhin läßt sich bei der 'Tineke'-Sämlingspopulation eine 2:1-Aufspaltung in Nachkommen mit (25) und Nachkommen ohne Anthocyan (12) im Laubblatt feststellen. Da die Gameten in der Regel L2-bürtig sind, ist bei der Chimäre 'Tineke' auf einen heterozygoten Zustand der L2 betreffs der Anthocyanausbildung in den Laubblättern (und damit auch in den Blütenblättern) zu schließen (vgl. Abb.69 bis Abb.74). Zwischen den farbig blühenden Sämlingen gibt es keine Unterschiede in der Anthocyanbildung des Laubblattes.

Unterschiede der Anthocyanverteilung im Laubblatt der verschiedenen Regenerate von 'Amanda', 'Jantien' und 'Valerie' ergaben sich aus den Analysen nicht, lediglich die Intensität der Anthocyanbildung war verschieden.

Es kann anhand der vorliegenden Befunde davon ausgegangen werden, daß ein Anthocyandefekt bei *Saintpaulia*, der zu völlig weißen Blüten führt, einhergeht mit einem Anthocyandefekt, der auch im Laubblatt die Anthocyanbildung völlig hemmt.

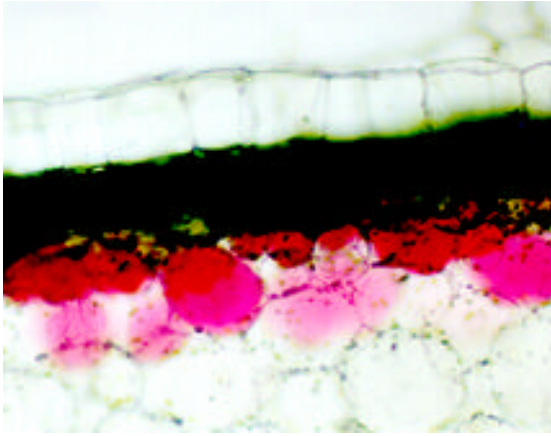


Abb.69: Blattquerschnitt von *Saintpaulia* 'Tineke' (Ausschnitt mit oberer Epidermis)

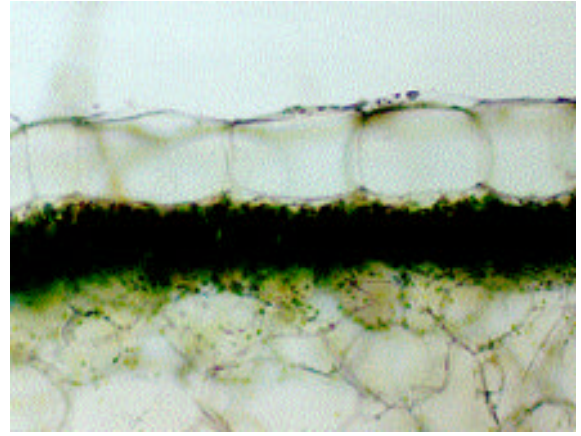


Abb.70: Blattquerschnitt von weißblühendem 'Tineke'-Sämling (Ausschnitt mit oberer Epidermis)

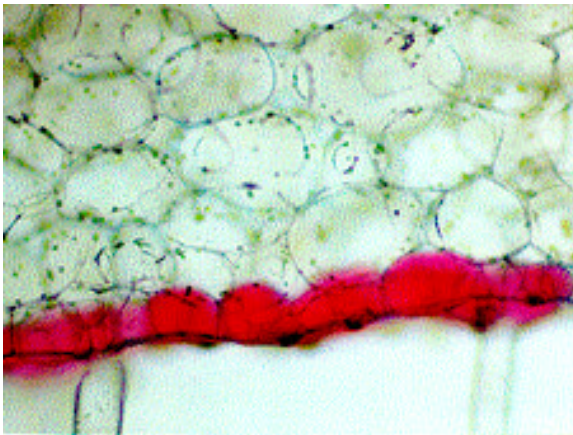


Abb.71: Blattquerschnitt von *Saintpaulia* 'Tineke' (Ausschnitt mit unterer Epidermis)

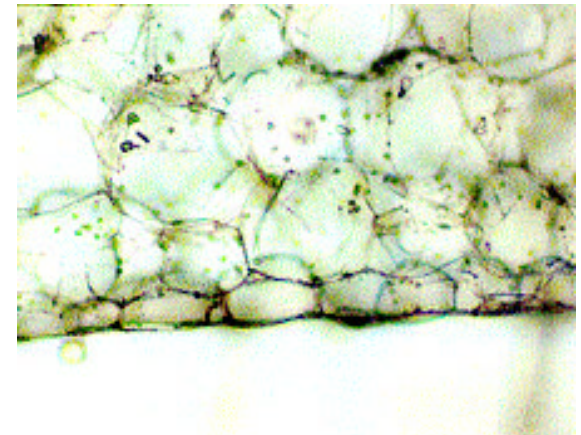


Abb.72: Blattquerschnitt von weißblühendem 'Tineke'-Sämling (Ausschnitt mit unterer Epidermis)

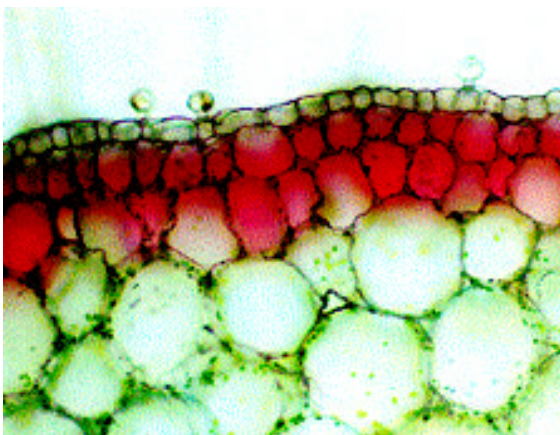


Abb.73: Blattstielquerschnitt von *Saintpaulia* 'Tineke' (Ausschnitt)

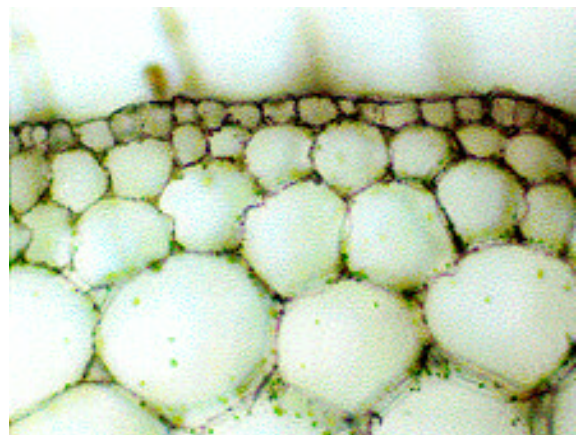


Abb.74: Blattstielquerschnitt von weißblühendem 'Tineke'-Sämling (Ausschnitt)

Induzierte (Blattstecklinge, *in vitro*-Adventivsproßbildung, Selbstung) und spontane Segregationen (L1-Perforation und L1-Reduplikation) der ‘Chimera’-Sorten, die Farbstofflokalisierung in Blütenblattepidermis und -mesophyll sowie das Wirken der seitlichen Partnerinduktion verdeutlichen die histogenetische Bedingtheit dieser Sternmusterbildungen in der Petalenfärbung von *Saintpaulia*. Der anthocyandefekte Blütenblattrand stammt dabei von L1 ab und anthocyanintaktes, L2-bürtiges Mesophyll induziert im Bereich des Petalenbinnenfeldes die Farbstoffbildung in der darüberliegenden, anthocyandefekten, L1-bürtigen Epidermis.

3.6.4 Untersuchungen an einer modifikativen Sternmusterform von *Saintpaulia ionantha* H. WENDL.

Im Gegensatz zu den untersuchten ‘Chimera’-Sorten von *Saintpaulia*, bei denen chimärisch bedingte Sternmuster der Petalen durch die Analysen bestätigt wurden, war dies bei einer anderen *Saintpaulia*-Variante nicht der Fall. Phänotypisch erscheint dieses Sternmuster gleich, fällt jedoch durch seine teilweisen Unregelmäßigkeiten und der Tendenz zu monochromatischen Blüten auf. An Blattstecklingsregeneraten der gemusterten Pflanze traten sowohl Sternmusterblüten als auch weiße und violette Blüten auf, die violette Variante ergab nur einfarbige, violettblühende Regenerate. Die aus *in vitro* regenerierten Pflanzen beider Varianten (von Petalen) zeigten ähnliche Ergebnisse, sie blühten violett, weiß oder mit Sternmuster (Tab.22, Abb.75). Eine Farbumkehrung des Musters an einer *in vitro*-Pflanze trat ebenfalls auf (Abb.75). Violettblühende Pflanzen sind in ihrer Konstitution weitgehend stabil, hingegen gibt es zwischen weißen und Sternmusterblüten viele Zwischenstufen innerhalb der Population, an einer Pflanze und sogar innerhalb des Blütenstandes. Schon am Laubblatt ließ sich wie bei den ‘Tineke’-Sämlingen die Blütenfarbe der *in vitro*-Pflanzen erkennen. Pflanzen mit weißen Blüten oder Blüten mit hohem Weißanteil besaßen Laubblätter und Blattstiele ohne Anthocyan, Laubblätter und Blattstiele violettblühender Pflanzen dagegen waren anthocyangefärbt.

Tab.22: Ergebnisse der *in vitro*-Regeneration von *Saintpaulia ionantha* (modifikativ)

Blütenfarbe	insgesamt	Violett	Weiß/Sternmuster
Anzahl der Regenerate	38	19	19
prozentual	100 %	50 %	50 %



Abb.75: Blütenfarbvariationen der *in vitro*-Regenerate bei der modifikativen *Saintpaulia ionantha*

Sämlinge von diesen *Saintpaulia*-Varianten lagen nur in einem sehr kleinen Umfang vor, jedoch scheint wie auch bei den anderen *Saintpaulia*-Sorten Heterozygotie zu existieren, da nach Selbstung der violetten Form die Sämlinge violett und hellrosa blühen.

Ein Chimärenachweis konnte mit den Untersuchungsergebnissen an dieser gemusterten *Saintpaulia*-Form nicht erbracht werden. Deswegen sollte überprüft werden, ob die Musterung infektiös bedingt und damit pflanzensaftübertragbar ist. Blattstecklinge einer blau blühenden *Saintpaulia* wurden in Pflanzenpreßsaft dieser modifikativen Form gestellt, deren Regenerate Rückschlüsse über die Übertragbarkeit der Musterung geben sollten, jedoch starben die Blattstecklinge schon kurz danach ab.

3.7 Analysen bei *Verbena* L.

Das Sternblütenmuster der *Verbena*-Hybriden ‘Aphrodite’ ist relativ stabil, spontan traten aber durch L1-Reduplikationen weiße Sektoren an den Blütenblättern oder die Entmischung zu völlig weißen Blüten auf (Abb.76). Es konnte ein Bestand von Pflanzen mit weißen Blüten durch Stecklingsvermehrung aufgebaut werden (Abb.77). Bei diesen Pflanzen zeigten sich nie Blüten mit Sternmuster oder völlig violette Blüten. Im gesamten Untersuchungszeitraum konnten keine violetten Blüten (L1-Perforation) an Pflanzen mit Sternblütenmuster beobachtet werden.



Abb.76: L1-Reduplikation in der Blüte bei *Verbena* ‘Aphrodite’



Abb.77: Homohistont der L1-Komponente bei *Verbena*

Für die Segregation der verschiedenen Chimärenkomponenten wurde *in vitro* auf MS-Nährmedium (halbe Konzentration der Makronährstoffe) eine Sproßspitzen-Kultur mit Kopf- und Teilstecklings-Explantaten etabliert. Die Sprosse bewurzelten und wuchsen sehr schnell. Zur Weiterkultivierung auf unterschiedlichen Kallusmedien wurden Blatt- und Internodienstücke den *in vitro*-Pflanzen entnommen. An den Explantaten konnte kein Kallus induziert werden. Bewurzelte und unbewurzelte Sprosse ließen sich ohne Probleme *in vivo* überführen. Blühende Pflanzen wurden auf das Sternblütenmuster geprüft. Alle 43 im Jahr 1994 überführten Pflanzen zeigten wieder das Sternblütenmuster, lediglich an 2 Pflanzen (4,65 %) war ein ganzer Trieb zur L1-Komponente (Weiß) entmischt und an drei weiteren Pflanzen (6,98 %) traten entmischte Petalen und Einzelblüten auf, so daß insgesamt an 11,61 % der Pflanzen im Verlauf einer Vegetationsperiode Veränderungen zu verzeichnen waren. Sprosse von weißblühenden Pflanzen, die *in vitro* kultiviert und später auf Erde überführt wurden, blühten immer wie die Ausgangspflanzen weiß. Die im Jahr 1995 regenerierten Pflanzen zeigten ähnliche Ergebnisse, 28 Pflanzen mit der Herkunft Sternblütenmuster blühten identisch, lediglich ein Seitensproß einer Pflanze (3,57 %)

entmischte sich zu Weiß (L1-Komponente). *In vitro*-Pflanzen (8) von weißblühenden Ausgangspflanzen blühten ohne Ausnahme wieder weiß. In der folgenden Tabelle (Tab.23) sind die Ergebnisse der *in vitro*-Regeneration bei *Verbena* ‘Aphrodite’ zusammengefaßt.

Tab.23: Übersicht der *in vitro*-Regeneration der *Verbena*-Hybride ‘Aphrodite’

Jahr	Anzahl der blühenden <i>in vitro</i> -Regenerate	Anzahl der sternmuster- blütigen Regenerate	Anzahl der Regenerate mit teilweiser L1-Reduplikation
1994	43	43	5
1995	28	28	1

Mittels Blütenblattquerschnitten und Epidermisabzügen (Frischpräparate) wurde die Verteilung des Blütenfarbstoffes in den Petalen untersucht. Dabei sind in der oberen Epidermis von ‘Aphrodite’ Bereiche mit fast keinem Anthocyan (Petalenrand), die als Weiß bezeichnet werden, Übergangsbereiche sowie violettgefärbte Zellen (Petalenbinnenfeld) zu finden (Abb.78), währenddessen in der gesamten unteren Epidermis ebenfalls fast kein Anthocyan gebildet wird (Abb.79). Ebenso ist das Blütenblattmesophyll völlig anthocyanfrei (Abb.79). Anhand der Farbstoffverteilung im Blütenblatt bei der *Verbena*-Hybride ‘Aphrodite’ ist abzulesen, daß nicht nur epidermales Gewebe, sondern auch ein Teil des Mesophylls (im Randbereich der Petalen) von L1 abstammt und daß anthocyanintaktes, L2-bürtiges Gewebe, dort wo es die Epidermis unterlagert, Anthocyanbildung in der L1-bürtigen, anthocyandefekten, oberen Epidermis induziert (Partnerinduktion/Kompensationswirkung).

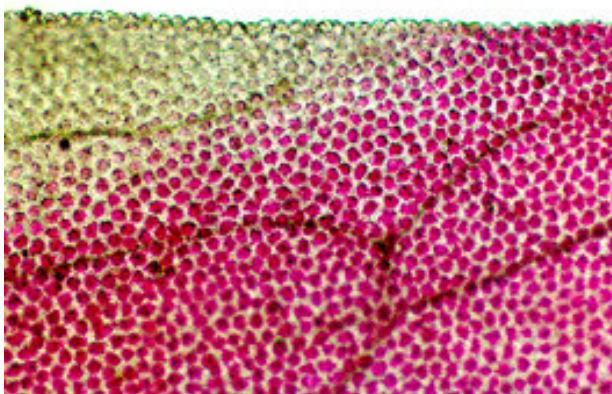


Abb.78: Obere Epidermis mit Partnerinduktionsverlauf bei *Verbena* (Blütenblatt, Aufsicht)

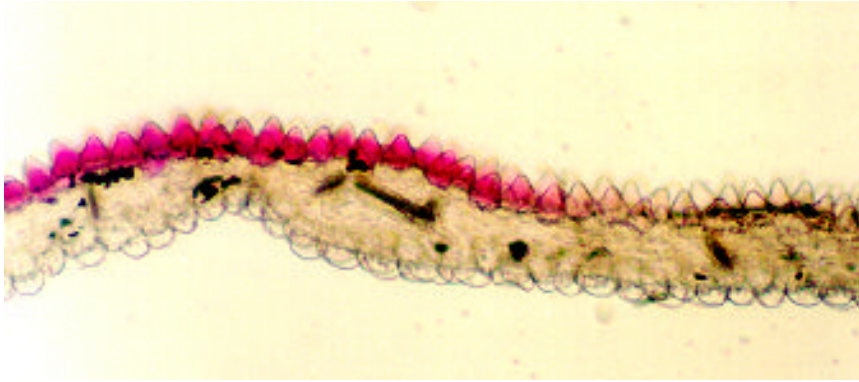


Abb.79: Blütenblattquerschnitt von *Verbena* 'Aphrodite' im Übergangsbereich von Petalenmitte zu -rand

Durch Kolchizinierung ('doppelte Markierung') konnte ein weiterer Nachweis der chimäischen Konstitution von *Verbena*-Hybriden 'Aphrodite' erbracht werden. Nach Kolchizinapplikation entstand eine Pflanze mit einem sichtbar breiteren, weißen Blütenblattrand (Abb.80).

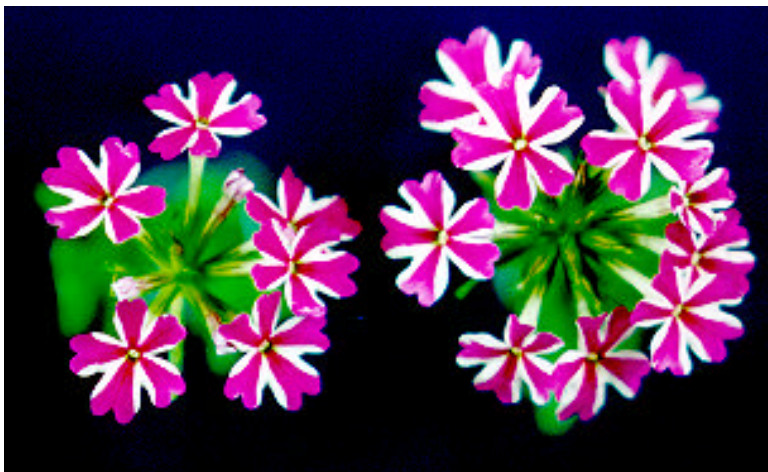


Abb.80: Vergleich von diploider (links) und kolchizierter (rechts) *Verbena*-Pflanze

Mit Hilfe von Querschnitten der Laub- bzw. Blütenblätter und Sproßscheitellängsschnitten im Kunststoffdauerpräparat, von Schließzellenmessungen bei Epidermisabzügen (untere Epidermis), Untersuchungen der Laub- und Blütenblätter in der Aufsicht am Durchlichtmikroskop und der Bildverarbeitung am Computer konnte der Ploidiegrad der einzelnen Gewebe dieser kolchizinierten Variante festgestellt und belegt werden.

Schließzellenmessungen (Länge und Breite) sowie Chloroplastenzählungen an der kolchizinierten Pflanze und an diploiden Kontrollpflanzen sollten zur Bestimmung des Ploidiegrades der Epidermis (L1-bürtiges Gewebe) dienen. Die statistische Auswertung der ermittelten Werte mit dem t-Test ergab einen signifikanten Unterschied zwischen den beiden

Varianten für alle drei Größen und deutete auf einen höheren Ploidiegrad der kolchizinierten Pflanze in der ersten Sproßscheitelschicht und deren Gewebe hin (Abb.81).

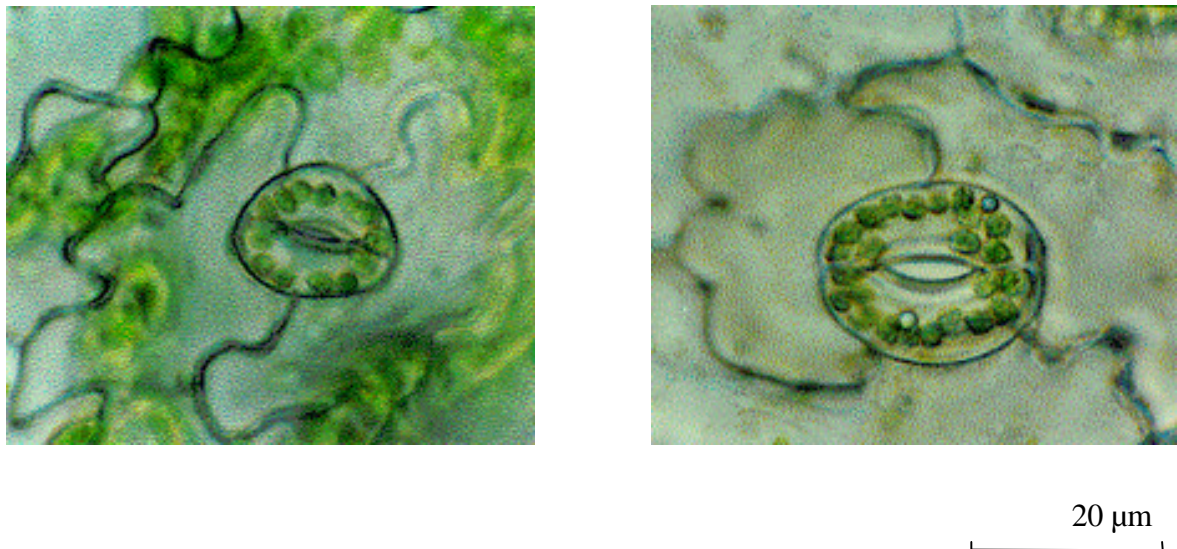


Abb.81: Stomata der *Verbena*-Varianten bei gleicher Vergrößerung; links: diploide Variante, rechts: kolchizinierte Variante (größere Chloroplastenanzahl)

Da die Schließzellen der kolchizinierten Variante im Mittel um das 1,33 fache größer als die der diploiden sind, kann auf einen tetraploiden Zustand der Epidermis (und der L1) geschlossen werden. Der Tabelle 24 (Tab.24) sind die Daten dieser Untersuchungen zu entnehmen, die Häufigkeitsverteilungen der Meßwerte sind in der Abbildung 82/①-⑥ (Abb.82) dargestellt.

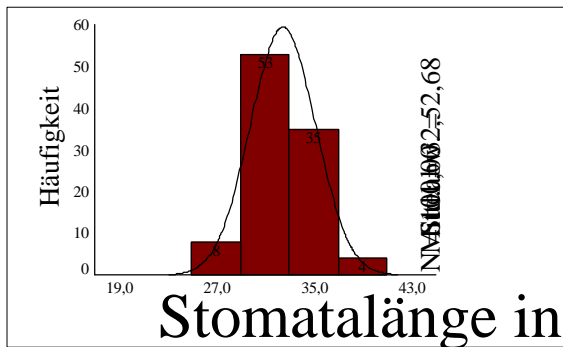
Tab.24: Ergebnisse der Epidermisuntersuchungen an einer kolchizinierten *Verbena*-Pflanze und dem diploiden Vergleichsklon

Variante	Schließzellenlänge, Mittelwert in µm	Schließzellenbreite, Mittelwert in µm	Chloroplastenanzahl, Mittelwert (gerundet)
polyploid	32,49	26,07	20
diploid	24,49	20,09	12

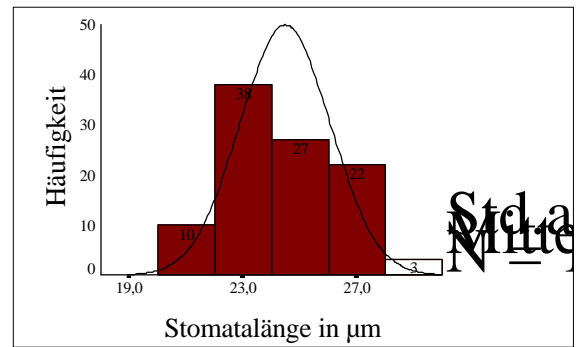
Ploidiechimäre

Diploide Variante

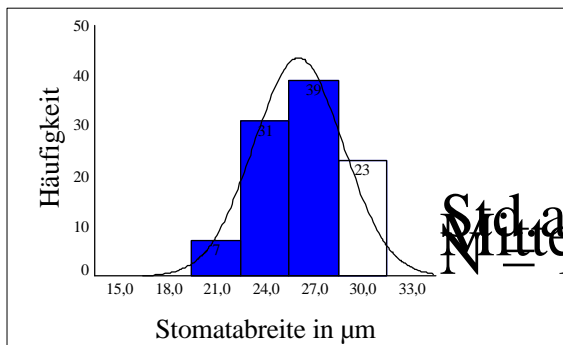
①



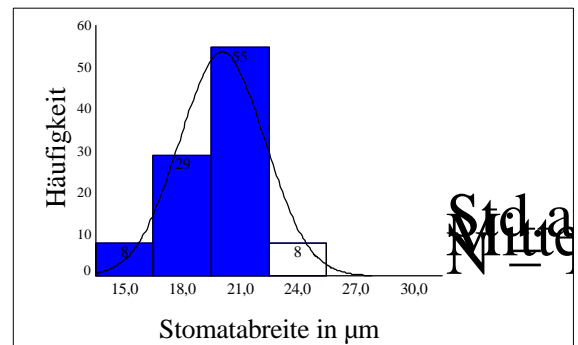
②



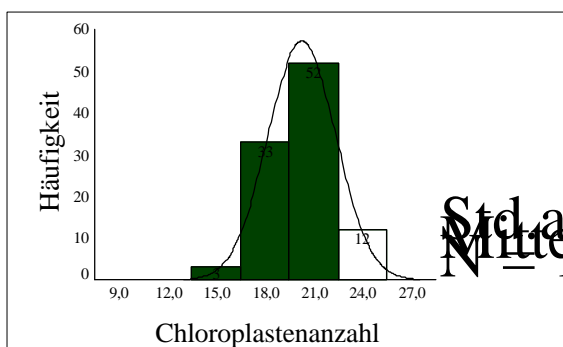
③



④



⑤



⑥

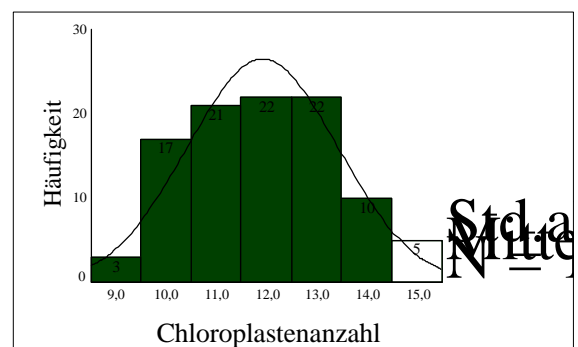


Abb.82: Häufigkeitsverteilungen der Schließzellendaten bei den *Verbena*-Varianten

Weitere Analysen am Laubblatt der beiden Varianten zeigten keine Größenunterschiede der Palisadenzellen in der Aufsicht, so daß gleiche Ploidiestufen in L2-bürtigem Gewebe (Palisadenschicht) von der kolchizinierten Pflanze und der diploiden Kontrolle angenommen werden.

Bei Vergleichen der oberen und unteren Epidermis von Blütenblättern beider Varianten waren ebenfalls Unterschiede in der Zellgröße zu erkennen. Mikroskopische Analysen von infiltrierten Blütenblättern zeigten im Mesophyll (Aufsicht-Durchleuchtung) die Ploidiegrenze (verschiedene Zellgrößen) im Einklang mit dem Blütenfarbverlauf (Abb.83). Das heißt, große Mesophyllzellen sind unter weißen Epidermiszellen zu finden, kleine Mesophyllzellen unter violetten Epidermiszellen. Unterhalb des Übergangsbereiches der Epidermis zwischen Weiß und Violett verläuft im Mesophyll die Grenze zwischen tetraploidem, L1-bürtigem und diploidem, L2-bürtigem Gewebe.

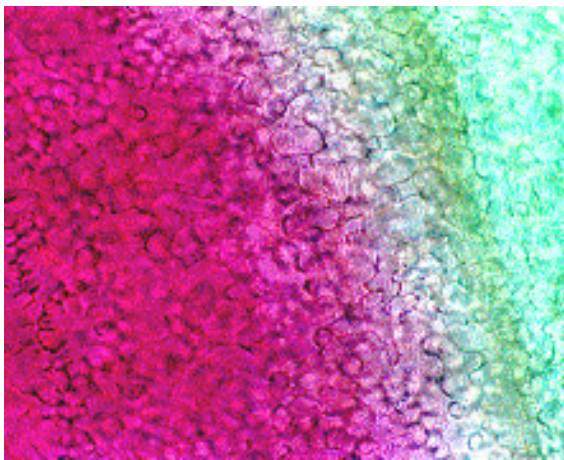


Abb.83: Mesophyllzellen des Blütenblattes
im Bereich der Ploidiegrenze der
Verbena-Cytochimäre (Aufsicht)

Durch Flächenberechnungen der kolchizinierten und der diploiden Variante mittels Videoaufnahme und Computerbildverarbeitung wurden jeweils die Gesamtblütenfläche und die Fläche des weißen Blütenblattrandes der fünf Petalen bestimmt und daraus der prozentuale Anteil des Blütenblattrandes (L1-bürtiges Gewebe) an der gesamten Blütenfläche bestimmt. Die statistische Auswertung dieser drei quantitativen Merkmale mit dem t-Test ergab jeweils einen signifikanten Unterschied zwischen der kolchizinierten und der diploiden Variante. Das bedeutet, die Gesamtgröße der Blüten der Ploidiechimäre verändert sich gegenüber den diploiden Pflanzen und es erhöht sich sowohl der absolute Flächenanteil des weißen Blütenblattrandes (L1-bürtiges Gewebe) der Ploidiechimäre im Vergleich zu der diploiden Variante als auch der prozentuale Anteil des Blütenblattrandes an der Gesamtblüte. In der Abbildung 84 (Abb.84) sind die ermittelten Werte grafisch aufbereitet und der Tabelle 25 (Tab.25) sind die Daten zu entnehmen.

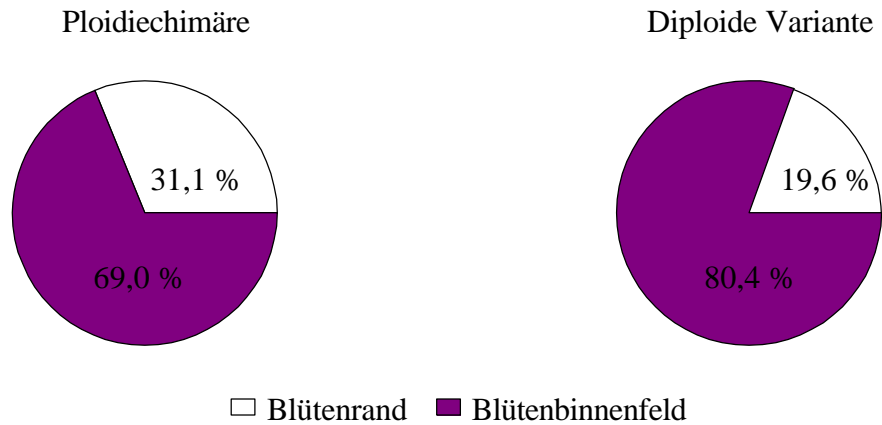


Abb.84: Prozentuale Blütenflächenanteile der *Verbena*-Varianten

Tab.25: Blütenflächenanteile der *Verbena*-Varianten

Variante	Fläche der Gesamtblüte in mm ² (Mittelwert)	Fläche des Blütenblattrandes in mm ² (Mittelwert)	prozentualer Anteil des Blütenblattrandes an der Gesamtblüte
Ploidiechimäre	82,60	25,55	31,05 %
diploid	73,99	4,52	19,60 %

Querschnitte von in Kunststoff eingebetteten Blütenblättern verdeutlichen die Ploidieveränderung der Epidermis. Die Epidermiszellen der kolchizinierten Variante nehmen einen größeren Anteil am Gesamtquerschnitt als die der diploiden Vergleichsvariante ein. Diese Ergebnisse deuten wie die vorangegangenen Untersuchungen darauf hin, daß es sich bei der vorliegenden, kolchizinierten Pflanze um eine Cytochimäre handelt, deren L1-bürtige Gewebe polyploid sind und deren andere Gewebeschichten diploid blieben.

In Sproßscheitellängsschnitten von Kunststoffpräparaten der kolchizinierten Pflanze konnte ein deutlicher Unterschied zwischen der Zellkerngröße der ersten und den folgenden Sproßscheitelschichten beobachtet werden (Abb.85, Abb.86). Zellkerne der Sproßscheitelschichten der diploiden Kontrollvariante waren ebenfalls kleiner als die in der ersten Sproßscheitelschicht der Cytochimäre.

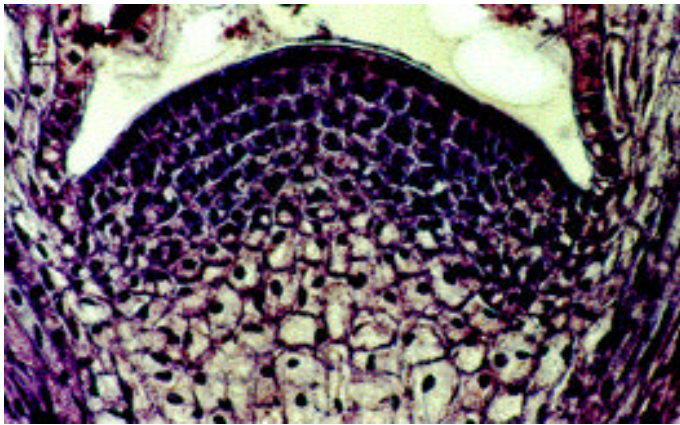


Abb.85: Sproßscheitellängsschnitt im Kunststoff-Dauerpräparat der diploiden *Verbena*-Pflanze, Färbung mit Hämatoxylin

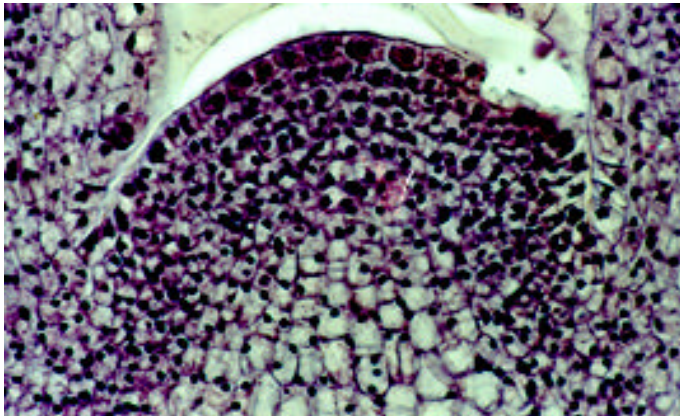


Abb.86: Sproßscheitellängsschnitt im Kunststoff-Dauerpräparat der Cytochimäre, von *Verbena* 'Aphrodite' Färbung mit Hämatoxylin

Außerdem waren Zellteilungen in epidermalem und subepidermalem Gewebe der Cytochimäre gut sichtbar, so daß Chromosomen gezählt werden konnten. Zellen des subepidermalen Gewebes enthielten 10 Chromosomen, in der ersten Sproßscheitelschicht konnten ca. 20 Chromosomen ermittelt werden.

Analysen der Sproßscheitellängsschnitte bestätigen die vorangegangenen Untersuchungsergebnisse und lassen annehmen, daß es sich bei der kolchizinierten *Verbena* um eine Ploidiechimäre mit tetraploider L1 und diploider L2 und L3 handelt.

Anhand der doppelten Markierung mittels Polyploidisierung der anthocyandefekten Sproßscheitelschicht bei *Verbena* 'Aphrodite', der spontanen Entmischung durch L1-Reduplikation und des Auffindens der seitlichen Partnerinduktion in der oberen Epidermis des Blütenblattes gelang der Nachweis für die chimärische Konstitution von 'Aphrodite' und die histogenetische bedingte Sternmusterung der Petalenfärbung. Anthocyan wird bei *Verbena* 'Aphrodite' nur in der oberen Epidermis des Blütenblattes (Binnenfeld) gebildet.

3.8 Untersuchungen zur Partnerinduktion

Bei den Analysen zur Farbstoffverteilung in den Blütenblattgeweben an *Camellia*, *Myosotis*, *Phlox*, *Pelargonium*, *Rhododendron*, *Saintpaulia* und *Verbena* wurde gleichzeitig untersucht, ob Partnerinduktion (siehe Kapitel 1.1.) bei der Musterbildung eine Rolle spielt und in welcher Weise sie wirkt. An *Phlox*, *Pelargonium*, *Saintpaulia*, *Verbena* und *Rhododendron* konnte in der oberen (und z.T. in der unteren) Epidermis ein allmählicher Übergang der Blütenfarbe vom Blütenblattbinnenfeld zum Blütenblattrand festgestellt werden. Das ist ein Indiz dafür, daß die Partnerinduktion von anthocyanintaktem auf anthocyandefektes Gewebe (Kompensationswirkung) nicht nur bei unmittelbarer Unterlagerung wirkt, sondern darüber hinaus weitere Zellen betrifft. Die Partnerinduktion kann somit dreidimensional verlaufen und sich in vertikaler und horizontaler Ebene beobachten lassen. Eine Induktion auf tiefer liegende Zellschichten wurde bisher nicht festgestellt. Dafür kann es mehrere Gründe geben:

1. Es gehen nur zwei Sproßscheitelschichten mit ihren Geweben in das Blütenblatt ein.
2. Die zweite und dritte Sproßscheitelschicht und deren Gewebe sind genetisch gleich.
3. In den tiefer liegenden Zellschichten der Blütenblätter erfolgt keine gewebe-spezifische Anthocyansynthese.

Besonders gut läßt sich der Effekt der kompensatorischen Partnerinduktion analysieren, wenn bei L1-Perforation L2-bürtiges Gewebe in die Epidermis-Position gelangt und in horizontaler Richtung der gleiche Farbton induziert wird wie sonst in vertikaler Richtung (vgl. Abb.54, Abb.55).

Nicht immer ist das Auftreten der Partnerinduktion an periklinalchimärisch strukturierte Pflanzen, wie bei *Euphorbia pulcherrima* 'Eckes Rosa' (BERGANN, 1961 b, 1962), gebunden. Dieser Effekt tritt auch bei genetisch bedingten Sprenkelungen von Blüten auf. Bei den von BAUR(1930) untersuchten *Antirrhinum*-pal_{rec}/pal_{rec}-Pflanzen mutierten einzelne Zellen häufig zu Pal/pal_{rec}. Dabei entstanden in der Blüte kleinere oder größere rote Zellgruppen, Sektoren oder völlig rotblühende Sprosse. In einer schematischen Abbildung bei BAUR (1930) ist zu sehen, daß die rückmutierten Zellen in den unmittelbar benachbarten Zellen ebenfalls eine schwache Farbbildung bewirken. Am Beispiel einer *Viola sororia* WILLD. (Pfingstveilchen), die weiße Blüten mit blauen Sprenkeln besitzt, ist ähnliches zu

beobachten. Wenn nur eine Zelle in der weißen Epidermis blau wird, induziert diese Zelle radiär in den benachbarten Epidermiszellen die Anthocyansynthese (Betrachtung in der Aufsicht). Eine veränderte Zelle beeinflusst demzufolge ca. 21 bis 23 weitere Zellen (Abb.87) in der Farbstoffbildung. Dabei sind von der Induktion nicht nur die direkt angrenzenden Zellen betroffen.

In diesen zwei Fällen scheint die Partnerinduktion nur horizontal zu wirken, da vermutlich die Ereignisse nur in der Epidermis stattfinden und in subepidermalen Schichten kein Anthocyan ausgebildet wird.

Bei *Phlox*, *Pelargonium*, *Rhododendron* (z.T.), *Saintpaulia* und *Verbena* wirkt die horizontale Anthocyaninduktion in der Epidermis vom Binnenfeld (schon vom subepidermalen, L2-bürtigen Gewebe vertikal farbinduziert) zum Randbereich über eine Distanz von ungefähr 2 bis 4 Zellen.

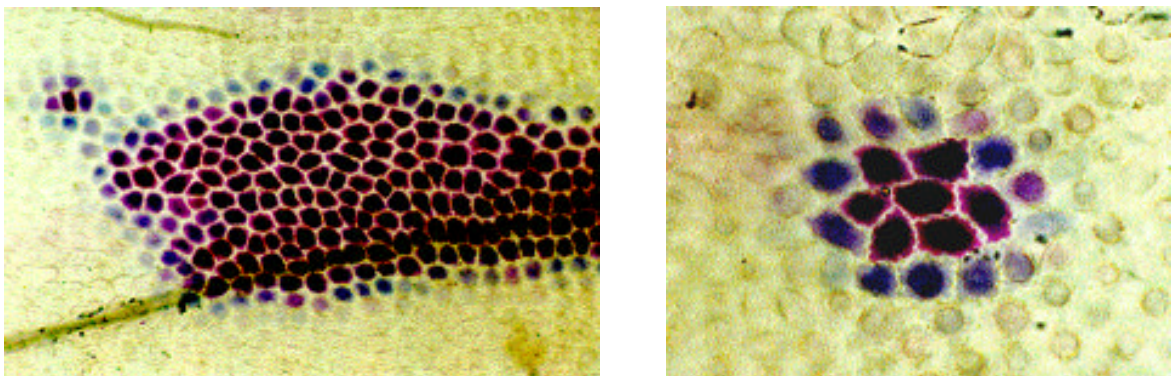


Abb.87: Partnerinduktion in den Zellen der oberen Epidermis von *Viola sororia* (Blütenblatt, Aufsicht); links: größerer Zellverband mit Blaufärbung, rechts: seitliche, radiäre Partnerinduktion um eine blaue Zelle

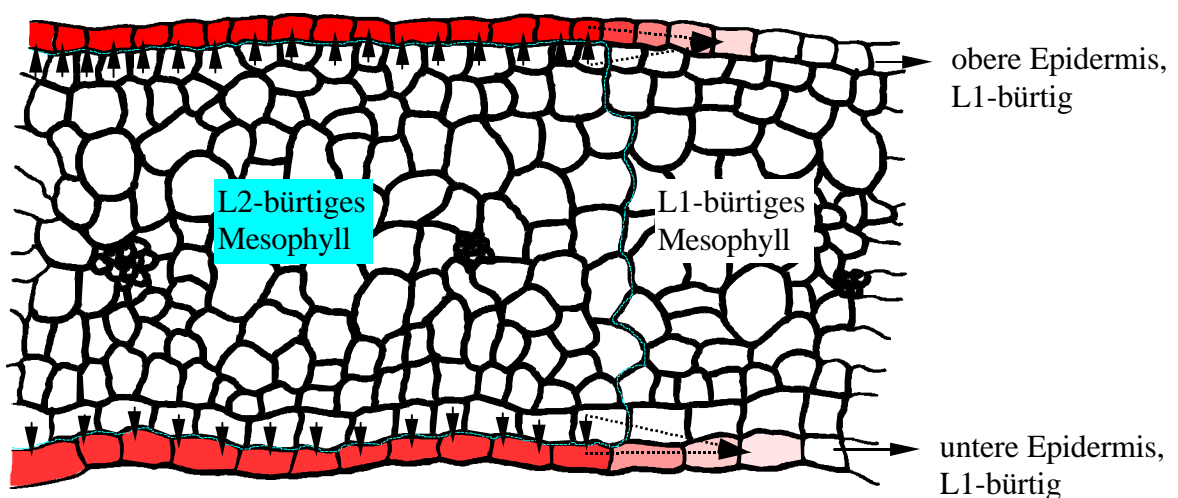


Abb.88: Schematische Darstellung des dreidimensionalen Partnerinduktionsverlaufes in einem Blütenblattquerschnitt

Im Zusammenhang mit der Kompensationswirkung der Partnerinduktion bei der Anthocyan-
ausbildung in Blütenblättern und Brakteen soll noch einmal auf die entgegengesetzte
Wirkungsrichtung, die Hemmwirkung, verwiesen werden. Diese ist bei Laubblättern
bekannt, wo chlorophylldefekte Gewebe die Chlorophyllausbildung in unmutierten
Geweben beeinflussen. Beispiele dafür sind die *Pelargonium-Zonale*-Hybriden ‘A Happy
Thought’ (BERGANN, 1962; POHLHEIM & RÖSSEL, 1989) (Abb.89 bis) und ‘Pink Happy
Thought’, *Hedera helix* L. ‘Goldherz’ (BERGANN, 1962; POHLHEIM, 1985), *Euonymus*
japonica L. var. *aureimaculata* (BERGANN, 1962) und *Oenothera*-Schecken (STUBBE,
1958).



Abb.89: Laubblätter der *Pelargonium-Zonale*-
Hybride ‘A Happy Thought’

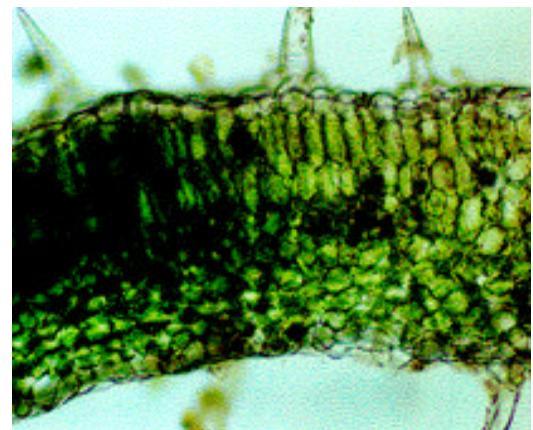


Abb.90: Laubblattquerschnitt von
Pelargonium AHT im
Induktionsbereich

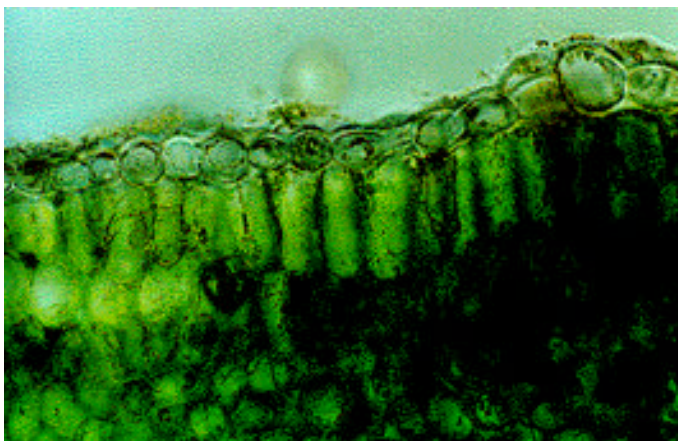


Abb.91: Laubblattquerschnitt von *Pelargonium*
AHT im Induktionsbereich (Ausschnitt
mit oberer Epidermis)

3.9 Übersicht der chimärisch bedingten Blütenblattmuster des Unter- suchungsmaterials

Alle mikroskopisch untersuchten Pflanzen und aus der Literatur entnommenen
periklinalchimärischen Sternblütenmuster sind in der folgenden Tabelle (Tab.26)
entsprechend der Farbstofflokalisierung im Blütenblatt zusammengefaßt.

Tab.26: Übersicht der Anthocyanverteilung in den Blütenblättern ausgewählter Pflanzenarten

Art	Sorte	Blüte	Farbstoffverteilung						Autor
			obere Epidermis		untere Epidermis		Mesophyll		
			Rand	Mitte	Rand	Mitte	Rand	Mitte	
<i>Camellia japonica</i>	‘Contessa Lavinia Maggi’	Weiß/Rosa mit roten Streifen	- (Rot bei Streifen)	- (Rot bei Streifen)	- (Rot bei Streifen)	- (Rot bei Streifen)	- (Rot bei Streifen)	Rot	PLASCHIL
<i>Camellia japonica</i>	‘Maria Morren’	Weiß mit rosa Streifen	- (Rosa bei Streifen)	- (Rosa bei Streifen)	- (Rosa bei Streifen)	- (Rosa bei Streifen)	-	-	PLASCHIL
<i>Camellia japonica</i>	‘Mathotiana’	Weiß mit rosa und roten Streifen	- (Rot/Rosa nur bei Streifen)	- (Rot/Rosa nur bei Streifen)	- (Rot/Rosa nur bei Streifen)	- (Rot/Rosa nur bei Streifen)	- (Rot/Rosa nur bei Streifen)	- (Rot/Rosa nur bei Streifen)	PLASCHIL
<i>Myosotis alpestris</i>	‘Stern von Zürich’	Blau/Weiß	-	-	-	-	Blau	-	BATESON, 1926; CHITTENDEN, 1927
<i>Myosotis alpestris</i>	‘Weirleigh Surprise’	Weiß/Blau	-	-	-	-	-	Blau	
<i>Pelargonium-Zonale-Hybride</i>	‘Mr. Wren’	Weiß/Rot	-	Rot	-	Rot	-	-	PLASCHIL
<i>Pelargonium-Zonale-Hybride</i>	‘Pink Happy Thought’	Hellrosa/Dunkel-rosa	Hellrosa	Rosa	Hellrosa	Rosa	-	-	PLASCHIL
<i>Pelargonium-Zonale-Hybride</i>	‘Rosa Liebling’	Weiß/Rosa	-	Rosa	-	Rosa	-	-	RÖSSEL, 1990
<i>Pelargonium-Peltatum-Hybride</i>	‘Lila-Luisenhof’	Helllila/Dunkellila	Helllila	Dunkellila	Helllila	Dunkellila	-	-	PLASCHIL
<i>Petunia hybrida</i>	transgene Pflanze	Weiß/Rot	-	Rot	-	Hellrot	-	-	OLBRICHT, 1994

Fortsetzung Tab.26

Art	Sorte	Blüte	Farbstoffverteilung						Autor
			obere Epidermis		untere Epidermis		Mesophyll		
			Rand	Mitte	Rand	Mitte	Rand	Mitte	
<i>Phlox subulata</i>	‘Striped Candy’	Weiß/Rosa	-	Rosa	-	Rosa	-	-	PLASCHIL
<i>Rhododendron simsii</i>		Rot	Rot	Rot	Rot	Rot	Rot	Rot	PLASCHIL
<i>Rhododendron simsii</i>		Weiß/Rosa, gefüllt	-	Rosa	-	Rosa	-	Rot	PLASCHIL
<i>Rhododendron simsii</i>		Weiß/Rosa, ungef.	-	Rosa	-	Rosa	-	Rot	PLASCHIL
<i>Rhododendron simsii</i>	‘Inga’	Weiß/Rosa	-	Rosa	-	Rosa	-	-	PLASCHIL
<i>Saintpaulia ionantha</i>	‘Amanda’	Hellrot/Rot	Hellrot	Rot	Hellrot	Rot	Hellrot	Rot	PLASCHIL
<i>Saintpaulia ionantha</i>	‘Dardevil’	Purpur/Weiß	Anthocyan	-	Anthocyan	-	-	-	LINEBERGER & DRUCKENBROD, 1985
<i>Saintpaulia ionantha</i>	‘Desert Dawn’	Magenta/ Cyclamenpurpur	Anthocyan	Anthocyan	Anthocyan	Anthocyan	-	Anthocyan	LINEBERGER & DRUCKENBROD, 1985
<i>Saintpaulia ionantha</i>	‘Myrthe’	Weiß/Purpur	-	Rot	-	Rot	-	Rot	PLASCHIL
<i>Saintpaulia ionantha</i>	‘Jantien’	Hellviolett/Dunkel- violett	Hellviolett	Dunkel- violett	Hellviolett	Hellviolett	Hellviolett	Blau	PLASCHIL
<i>Saintpaulia ionantha</i>	‘Mandy’	Weiß/Blau	-	Blau	-	Blau	-	Blau	PLASCHIL
<i>Saintpaulia ionantha</i>	‘Tineke’	Creme/Blau	Hellrosa	Blau	Hellrosa	Blau	Hellrosa	Blau	PLASCHIL
<i>Saintpaulia ionantha</i>	‘Valerie’	Rosa/Blau	Rosa	Blau	Rosa	Blau	Rosa	Blau	PLASCHIL
<i>Verbena</i> -Hybride	‘Aphrodite’	Weiß/Violett	-	Violett	-	-	-	-	PLASCHIL

4 Diskussion

4.1 Zu Ursachen der Blütenmusterbildung

Blütenpflanzen zeichnen sich durch eine hohe Mannigfaltigkeit aus. Besondere Beachtung und kommerzielle Nutzung finden dabei auffällige Zeichnungen und Musterungen der Petalen, denen verschiedene Ursachen zugrunde liegen. Die Entstehung von Blütenfarbmustern kann entsprechend den auslösenden Faktoren in Anlehnung an GRANT (1975) und RÖSSEL (1990) wie folgt eingeteilt werden:

1. Exogene Faktoren

- a) biotisch, z.B. Virusinfektionen
- b) abiotisch, z.B. Chemikalien und Umweltfaktoren wie Licht und Temperatur

2. Endogene Faktoren

- a) Stabile Zeichnungsgene, z.B. Saftmale
- b) Mutable Genzustände, z.B. Transponible Elemente
- c) Chromosomenaberrationen
- d) Chimärenbildung

Musterungen im Blütenblattbereich lassen sich häufig auf abiotische und biotische, exogene Einwirkungen zurückführen. Bekannte Beispiele sind das Flower Break Mosaic Virus bei *Tulipa* L. und ein pflanzensaftübertragbares Agens (PPSA=Pelargonium Petal Streak Agent), bei der *Pelargonium-Peltatum*-Hybride 'Mexicanerin', bei dem es sich wahrscheinlich ebenfalls um Viren handelt (CASSELLS & MINAS, 1983; POHLHEIM, unveröfftl.). Durch Pfropfung von 'Mexicanerin' auf andere *Pelargonium*-Sorten konnte die Musterung übertragen werden (POHLHEIM, unveröfftl.), bei einer Kalluskultur (Laubblattexplantate) *in vitro* blieb die Musterung von 'Mexicanerin' bestehen, in der Meristemkultur wurde PPSA jedoch eliminiert und einheitlich rotblühende Pflanzen entstanden (CASSELLS & MINAS, 1983).

Ein interessantes Beispiel für exogene, abiotische Faktoren ist das Entstehen von Musterungen durch Zusammenwirken von Morphologie der Blütenknospen und dem Umweltfaktor Licht. Petalen von *Lonicera* L. sind in der Knospe so gefaltet, daß bestimmte Sektoren nicht unter direktem Lichteinfluß stehen und damit kein Anthocyan synthetisieren.

Es bildet sich eine rot-weiße Musterung (POHLHEIM, unveröfft.). Blütenblattmusterungen von *Convolvulus arvensis* L., die den histogenetisch bedingten Sternmustern sehr ähnlich sind, könnten wegen der spezifischen Knospenfaltung auf die gleichen Ursachen wie bei *Lonicera* zurückgeführt werden.

Temperaturabhängige Sternmuster, die durch Gene determiniert sind, sich aber modifikativ in Abhängigkeit von der Umwelt verändern, existieren bei einigen Sorten von *Petunia hybrida*. Der für die Musterung relevante Temperaturbereich liegt zwischen 15 und 35°C. Bei Temperaturen unter 15°C entstehen völlig weiße Blüten, bei über 35°C einfarbige Blüten (blau, rot). Je nach Annäherung an die obere oder untere Temperaturgrenze verschieben sich die entsprechenden Farbanteile in der Blüte (HARDER, 1938). Zusätzlich soll auf diese Musterung die Lichtintensität einen Einfluß haben. Zu erwähnen sind darüber hinaus temperaturabhängige Musterungen bei *Coreopsis* L., *Mimulus*-Hybriden und *Calceolaria*-Hybriden (HARDER, 1938; RÜNGER, 1971).

Genbedingte Farbmusterungen von Blüten wurden in der Literatur für verschiedene Arten beschrieben. NASSER & TILNEY-BASSETT (1992) belegten in Kreuzungsexperimenten den genetischen Hintergrund für das Entstehen der Picotee-, Ring-, Streifen-, Zentrum- und Adermusterung (picotee, ring, bar, centre and vein pattern) auf weißen Blüten bei *Pelargonium-Zonale*-Hybriden (siehe Tab.27). Für die Ausprägung der Muster muß von den Allelpaaaren mindestens ein Gen als dominantes Allel vorliegen.

Tab.27: Mustergene bei *Pelargonium-Zonale*-Hybriden nach NASSER & TILNEY-BASSETT, (1992)

Muster	Gen/Genkombination
bar	Ba/ba
centre	Ce/ce + Ve/ve
picotee	Pi/pi
ring	Ba/ba + Ve/ve
vein	Ve/ve

Weiterhin führten Almouslem & TILNEY-BASSETT (1989) Untersuchungen zur Vererbung des Saftmals bei *Pelargonium-Zonale*-Hybriden durch, bei denen sie einen Zusammenhang zwischen dem Auftreten des Saftmals und dem Füllungsgrad der Blüten nachwiesen. Das Saftmal kann bei den untersuchten Sorten nur bei ungefüllten Blüten zur Ausprägung kommen. In der Arbeitsgruppe von TILNEY-BASSETT wurde ebenfalls herausgefunden, daß

bei der *Pelargonium-Zonale*-Hybride 'Verona' rote Flecken (verbunden mit Trichombildung) auf rosa Petalen generativ vererbt werden (ALMOUSLEM, 1988; ALMOUSLEM *et al.*, 1991), ebenso wie die weißen 'Augen' auf rosafarbenen Petalen (ALMOUSLEM, 1988; ALMOUSLEM *et al.*, 1991). 'Verona' hat für die Blütenfarbe den Genotyp R1R1 r2r2. Das Merkmal 'rote Fleckenbildung' (dominant) wird unabhängig von der Blütenfarbe vererbt und ist bei 'Verona' heterozygot (Rst/rst). Weiße 'Augen' auf rosafarbenen Petalen werden dominant vererbt, das Gensymbol Pwe/pwe wird für dieses Merkmal benutzt.

ALMOUSLEM *et al.* (1991) zeigten darüber hinaus Ursachen für instabile Petalenmuster von *Pelargonium* anhand der Sorte 'Eggshell'. Hier treten unregelmäßig große, rote oder rosafarbene Streifen auf lachsfarbenen Petalen (sehr hell) auf. Diese Musterung erscheint auch bei einem Teil der Selbstungsnachkommenschaft, so daß angenommen wird, daß es sich um das Wirken von transponiblen Elementen handelt, die zumindest partiell (weil sichtbar) die heterozygote Epidermis (r1r1 R2r2) in den Genotyp R1r1 R2r2 oder r1r1 R2R2 versetzen und zu den andersfarbigen Streifen führen (TILNEY-BASSETT 1993, mündliche Mitteilung).

Bei dem genutzten Pflanzenausgangsmaterial (*Pelargonium*) waren diese genetisch bedingten Musterungen nicht anzutreffen, in den Sämlingsnachkommenschaften der 'Lednice'-Kreuzungen trat jedoch das Ringmuster auf. Die Musterung im weißen Petalenrand von 'Mr. Wren' ähnelt der von 'Eggshell'. Experimentelle Vergleiche sind aber nicht möglich, da noch keine Homohisonten der L1-Komponente von 'Mr. Wren' existieren.

Histogenetisch bedingte Sternmuster in der Petalenfärbung können durch Anthocyandefekte, die auf bestimmte Sproßscheitelschichten und die davon abstammenden Gewebe beschränkt sind, entstehen (Chimärenbildung). Eine weitere Rolle spielen bei dieser Sternmusterbildung die gewebespezifische Anthocyansynthese, die Partnerinduktion zwischen den Geweben sowie die Beteiligung der ersten Sproßscheitelschicht an der Randmesophyllbildung der Petalen.

4.2 Zum Modellobjekt *Saintpaulia ionantha* H. WENDL.

Saintpaulia ionantha, eine der wichtigsten Topfpflanzen, eignet sich wegen der guten Regenerationsfähigkeit *in vivo* und *in vitro* (START & CUMMING, 1976) sowie der großen Variabilität als Modellobjekt für eine Vielzahl von Problemstellungen der Pflanzenzüchtung und Züchtungsforschung. Aufgrund der möglichen Regeneration ganzer Pflanzen über die Bildung von Adventivsprossen aus Einzelzellen können in der Regel Mutationsereignisse,

die den Zellkern betreffen, unter Umgehung der Chimärenbildung direkt erfaßt werden (GRUNEWALDT, 1980). So fand *Saintpaulia ionantha* für Mutationsauslösungsexperimente mit verschiedenen Mutagenen (BROERTJES, 1972; POHLHEIM & BEGER, 1974; POHLHEIM, 1980) und Versuche zur *in vitro*-Vermehrung in Hinblick auf die Adventivsproßbildung (START & CUMMING, 1976; GRUNEWALDT, 1977; ZAID, 1989; LANGE, 1992) zahlreiche Verwendung. In der vorliegenden Arbeit wurden Vertreter der 'Chimera'-Sortengruppe genutzt, um die Problematik der histogenetisch bedingten Sternmusterung in der Petalenfärbung im Zusammenhang mit der Partnerinduktion näher zu betrachten. Im Verlauf der Untersuchungen ergaben sich darüber hinaus weitere interessante Ergebnisse, die unter anderem bereits publizierte Studien an *Saintpaulia* bestätigen.

Blattstecklinge der verwendeten *Saintpaulia*-Sorten regenerierten ausnahmslos aus epidermalem Gewebe (vgl. NAYLOR & JOHNSON, 1937) und deren Pflanzen blühten, mit Ausnahme der Sorte 'Myrthe', monochromatisch in der Farbe des Petalenrandes (vgl. POHLHEIM, 1980, siehe Kap. 3.6.2.1.). Blütenblattexplantate auf Kallusmedium mit Zusatz von Auxin (IES) und Cytokinin (BAP) kultiviert, legten ohne Kallusbildung direkt Adventivsprosse an (vgl. GRUNEWALDT, 1977). *In vitro* bewurzelte und später in Erde überführte Regenerate verdeutlichten nach Blütenbonitur die histogenetische Abstammung der Adventivsprosse. Eine Regeneration erfolgte fast ausschließlich aus L1-bürtigem (meist epidermalem) Gewebe und führte wie bei den Blattstecklingsregeneraten zu einfarbigen Blüten (Randfarbe), es traten jedoch auch Ausnahmeregenerate auf. Bei der Sorte 'Jantien' entstand aus der *in vitro*-Regeneration eine Pflanze mit demselben chimärischen Sternmuster der Petalen wie bei der Ausgangspflanze. Die These, daß bei *Saintpaulia* unter bestimmten Voraussetzungen neben epidermalem auch subepidermales Gewebe an der *in vitro*-Adventivsproßbildung teilnimmt und daß *in vitro*-Adventivsprosse mit geringer Häufigkeit von Zellen verschiedener Sproßscheitelschichtenabstammung, d.h. aus mehr als nur einer Ursprungszelle gebildet werden können (ZAID, 1989; LANGE, 1992; LINEBERGER & DRUCKENBROD, 1985; PEARY *et al.*, 1988), ist auch für die Regeneration an Blütenblattexplantaten zutreffend. Mit einer Optimierung des Phytohormonzusatzes im Nährmedium (ZAID, 1989; JUNGnickel & ZAID, 1992; LANGE, 1992) und einer spezifischen Auswahl der Explantatentnahme (Blütenblattbinnenfeld) könnte die Ausbeute von Adventivsproß-Ausnahmeregeneraten (Sternmusterpflanzen) an *Saintpaulia*-Blütenblattexplantaten noch erhöht werden. Gleichzeitig könnte die Nutzung von Infloreszenzen anstatt von Blütenblättern als Explantat den Anteil chimärischer Regenerate erhöhen (LINEBERGER & DRUCKENBROD, 1985).

LINEBERGER & DRUCKENBROD (1985) erhielten bei der *in vitro*-Kultur von Infloreszenzen verschiedener sternmusterblütiger *Saintpaulia*-Sorten Regenerate, von denen ein Anteil von 79 bis 100 % dasselbe Muster wie die Ausgangspflanzen zeigte. Explantate von Blättern, Blatt- und Blütenstielen, Petalen und Sepalen regenerierten zu monochromatisch oder anderweitig zweifarbig blühenden Pflanzen, nie trat dort das Sternmuster wieder auf.

Bei LANGE (1992) konnten ebenfalls in geringem Umfang (< 1 %) chimärische Regenerate an Blattstecklingen von Laubblattchimären *in vitro* beobachtet werden. TAYLOR (1991) gelang es, aus Laubblattexplantaten *in vitro* in geringem Umfang Pflanzen mit chimärischem Blütenmuster zu regenerieren.

ANDO *et al.* (1986) erzielten bei der *in vitro*-Kultur bzw. bei Blattstecklingen von 'Geneva'- und gerandeten ('edged') Typen eine überdurchschnittliche Anzahl zweifarbiger Regenerate (31,2-99,1 %) entsprechend der Ausgangsform. Es ist unwahrscheinlich, in diesem Fall von periklinalchimärisch bedingten Blütenmustern auszugehen, da bekanntermaßen chimärische *Saintpaulia* bei vegetativer Regeneration in hohem Maße entmischen und homohistische Pflanzen der L1-Komponente bilden. In dieser Arbeit wurde eine ähnliche *Saintpaulia*-Sorte untersucht, bei der durch Blattstecklings- und *in vitro*-Regeneration (Blütenblätter) ebenfalls zweifarbige und monochromatisch blühende Pflanzen entstanden. Da selbst die zweifarbigen Typen in ihren Farbanteilen innerhalb des Bestandes, aber auch an einer Pflanze sehr variabel sind, kann hier wie bei ANDO *et al.* (1986) eine genetisch bedingte Musterung angenommen werden, die entsprechend den Umwelteinflüssen extrem variieren kann. Als eine weitere Hypothese für die Ursache der Musterbildung wäre eine Infektion wie bei *Pelargonium* 'Mexicanerin' denkbar, der Nachweis dafür war aber bisher noch nicht möglich.

PEARY *et al.* (1988) nutzten für ihre Untersuchungen an *Saintpaulia ionantha* u.a. die Sorte 'Candy Lou', die variegated Laubblätter und Sternmusterblüten (pink, weiß) besitzt. Über die *in vitro*-Kultur mit verschiedenen Explantattypen (Laub- und Blütenblattstücke, subepidermales Gewebe) sollte anhand einer gekoppelten Entmischung der Merkmale ('doppelte Markierung') der Chimärennachweis sowohl für das Laub- als auch das Blütenblattmuster erbracht werden. Alle Regenerate zeigten wiederum variegated Laubblätter entsprechend der Ausgangspflanze, sie blühten jedoch pink, weiß, in der Sternmusterform oder in anderer Form zweifarbig. In Hinblick auf die Ergebnisse wurde das Laubblattmuster als nicht chimärisch bedingt interpretiert, da es nach der Regeneration einheitlich wieder auftrat. Bei den Blütenfarben fand in größerem Umfang eine Segregation statt, so daß Chimäre als Ursache für die Musterung der Blüten angenommen wurde. Die

Abbildungen von 'Candy Lou' und der Regenerattypen bei PEARY *et al.* (1988) lassen aber auf die gleiche Musterung wie bei der hier untersuchten, modifikativen Sternmusterform (vgl. Kap. 2.1.6., 3.6.4.) schließen. Regenerate aus der *in vitro*-Kultur beider Varianten zeigen gleiches Regenerationsverhalten betreffs der Blütenfarbe. Daraus ist abzuleiten, daß bei 'Candy Lou' weder im Laub- noch im Blütenblatt chimärisch bedingte Musterungen vorliegen, sondern daß es sich bei der Blüte eher um ein genetisch bedingtes, modifikativ veränderbares Muster handelt.

Wenn im vorliegenden Fall die *in vitro*-Kultur als eine Methode der Chimärenentmischung genutzt wurde, ist die Möglichkeit der Chimärenneubildung durch die somaclonale Variabilität *in vitro* (LARKIN & SCOWCROFT, 1981, 1982; WINKELMANN & GRUNEWALDT, 1995) zu erwähnen. Unter den etablierten Regeneraten waren feingescheckte, weiß-grüne Exemplare zu beobachten, deren Muster durch Adventivsprosse an Blattstecklingen (neben völlig grünen Regeneraten) reproduziert werden konnten. Da sich Adventivsprosse bei *Saintpaulia ionantha* in der Regel nur von einer Zelle und aus epidermalem, L1-bürtigem Gewebe bilden, kann davon ausgegangen werden, daß die Regeneration der gescheckten Typen jeweils aus Mischzellen erfolgte, die durch extranucleäre Mutation (Plastomutation) entstanden oder daß ausnahmsweise mehr als eine Zelle an der Regeneration beteiligt war.

Darüber hinaus konnte bei den Regeneraten eine somaclonale Variation bei der Blütenfüllung vermerkt werden. So traten in den einfachblühenden Beständen in geringer Zahl gefüllt blühende Individuen auf.

Anhand vergleichender Analysen der Anthocyanbildung in Blüten- und Laubblättern bei *Saintpaulia* konnte eine Kopplung dieses Merkmals in beiden Pflanzenteilen aufgezeigt werden. Liegt im Blütenbereich eine vollständige Anthocyandefektmutation vor, durch deren Einfluß völlig weiße Blüten gebildet werden, ist auch im Laubblatt kein sichtbares Anthocyan zu finden (Regenerate von 'Mandy' und 'Tineke'). ANDO *et al.* (1986) und GRUNEWALDT (1980) beschrieben ebenfalls Laubblätter ohne Anthocyanpigmentierung bei weißblühenden *Saintpaulia*-Pflanzen, ohne diese Erscheinung jedoch zu interpretieren. IVES & SMITH (1992 b) untersuchten an *Saintpaulia* den Zusammenhang zwischen der Anthocyanbildung im Laub- und Blütenblatt. In den untersuchten Sorten wurde im Laubblatt jeweils das gleiche Anthocyanpigment, Malvidin-3-Rutinosid-5-Glukosid (IVES & SMITH, 1992 a/b) gefunden, unabhängig von der Pigmentart im Blütenblatt. Ferner wurde

ein häufiges Fehlen von Anthocyan im Laubblatt von weißblühenden Sorten beobachtet. Die Autoren weisen darauf hin, daß ein Zusammenhang der Anthocyansynthese im Laub- und Blütenblatt nur entfernt besteht und daß möglicherweise ein und derselbe Precursor für die Synthesewege verantwortlich ist. Wird dieser Precursor durch Mutation eliminiert, sind beide Synthesewege davon betroffen und sowohl im Laub- als auch im Blütenblatt kann kein Anthocyan gebildet werden.

Mutationen, die unterschiedliche Blütenfarben hervorrufen, scheinen eine spätere Stufe der Anthocyansynthese zu betreffen und beeinflussen somit nicht die Anthocyanbildung im Laubblatt. Eine Unterscheidung der Blütenfarben (abgesehen von weiß) schon im Laubblattstadium ist bei *Saintpaulia* somit nicht möglich. Aufgrund der Ergebnisse von mikroskopischen Untersuchungen an Laubblättern der Sämlingspopulation von 'Tineke' kann diesen Hypothesen zugestimmt werden, da selbst bei geringer Anthocyanpigmentierung in der Blüte (cremefarben, hellblau) eine intensive Anthocyanbildung im Laubblatt zu beobachten ist, die jedoch bei reinweiß blühenden Pflanzen völlig fehlt. Laubblätter ohne Anthocyan erscheinen hellgrün, Laubblätter mit Anthocyan aufgrund der rotgefärbten, subepidermalen Zellen unter der Palisadenschicht dunkelgrün.

Die parallele Ausprägung eines Merkmals (Anthocyansynthese) in verschiedenen Pflanzenorganen erlangt Bedeutung für die Vermehrung von chimärischen *Saintpaulia*, bei denen ein vollständiger Anthocyandefekt nur in der ersten Sproßscheitelschicht und deren Geweben vorliegt. Bei vegetativer Regeneration können hellgrüne, anthocyanfreie, homohistische Pflanzen problemlos von dunkelgrünen, anthocyanführenden, chimärischen Pflanzen (mit Sternmuster) oder Pflanzen mit der Innenkomponente unterschieden werden (Abb.92). Ein Beispiel dafür ist *Saintpaulia ionantha* 'Mandy' mit folgender histogenetischer Konstitution (Abb.92):

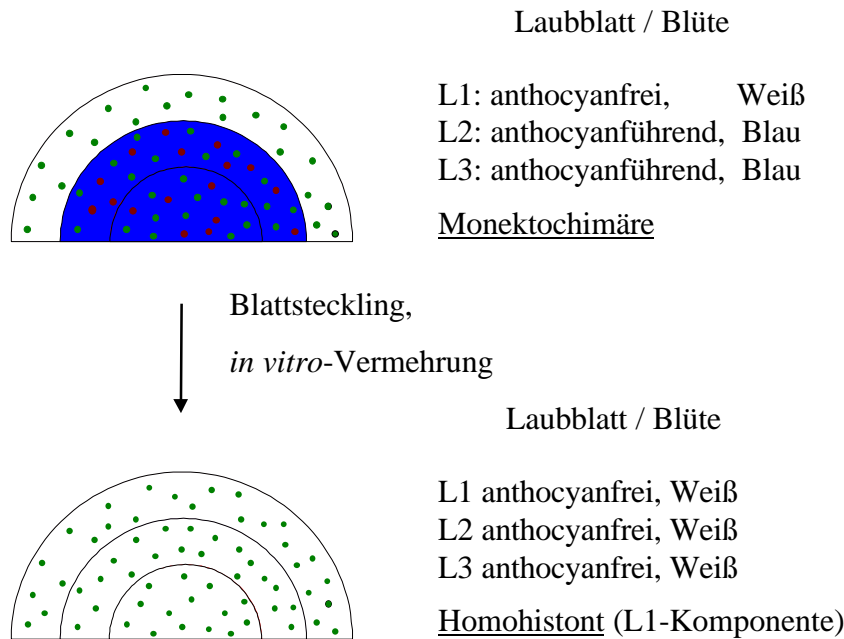


Abb.92: Schematische Darstellung der Entmischung der *Saintpaulia*-Chimäre 'Mandy' durch vegetative Vermehrung

Im Gegensatz zur *Saintpaulia*-Blüte, wo ein Teil des Mesophylls von L1 abstammt, läßt der Anthocyandefekt, wenn er nur L1 betrifft, am Laubblatt keine Musterung erkennen. Anthocyanmuster am Laubblatt von *Saintpaulia*, ähnlich den Mustern von periklinalchimärischen Chlorophylldefektmutanten, erscheinen im Phänotyp nur, wenn sich der Anthocyandefekt auf L2 oder L3 bezieht (POHLHEIM, 1980).

SMITH (1993 c) fand bei seinen Arbeiten an *Saintpaulia* heraus, daß Laubblattmerkmale häufig unabhängig von Blütenmerkmalen vererbt werden und erstellte eine Übersicht der dominant und rezessiv vererbten Laubblattmerkmale (Tab.28).

Tab.28: Einteilung der Laubblattmerkmale bei *Saintpaulia ionantha* nach SMITH (1993 c)

Dominantes Merkmal	Rezessives Merkmal
Girl-Typ	Boy-Typ
Ruffeld Foliage (Gekräuselter Laub)	Plain Foliage (Glattes Laub)
Holly Foliage (Stechpalmen-Laub, gezackt)	Plain Foliage (Glattes Laub)
Plain Foliage (Glattes Laub)	Spooned Foliage (Teelöffelförmige Blätter)
Longifolia Shape (Longifolia-Form)	Rounded Shape (Runde Form)
Watermelon Veins (Wassermelonen-Adern)	Plain Veins (Glatte Adern)
Red Backed Leaves (Rote Blattunterseite)	Green/Silver Backed Leaves (Grüne/Silberne Blattunterseite)

KHOKHAR *et al.* (1982) sowie SMITH (1990 b) bestimmten in ihren Untersuchungen Blütenpigmente bei *Saintpaulia* und konnten eine Zuordnung von Pigmenten zu speziellen Blütenfarben vornehmen (Tab.29). Sechs verschiedene Anthocyane sowie Flavonole wurden bisher bei *Saintpaulia*-Blüten nachgewiesen. Helle Farbtöne wie z.B. bei Blau oder Rosa sind auf eine geringere Pigmentkonzentration (bis zu 80 % weniger) im Vergleich zu den intensiven Farben zurückzuführen (KHOKHAR *et al.*, 1982; SMITH, 1990 b). Unterschiede in den Blütenfarbtönen (besonders bei Blau, Rot und Coral) entstehen auch durch das Wirken von Kopigmenten (SMITH, 1990 b). Weiterhin sind Pigmentkombinationen (bezeichnet als 'blend-Typen') sowie eine nur partielle Anthocyanbildung bzw. partiell unterschiedliche Pigmentbildung bei *Saintpaulia*-Blüten möglich (Smith, 1990 c), die verschiedene Farbtöne bzw. Musterungen zur Folge haben. So ergibt die Kombination von Rosa und Blau die Farbe Lavendelblau und von Rot und Blau ein Rot-Violett. Als 'Bicolor-Typen' werden Pflanzen mit zwei verschiedenen Blütenpigmenten in unterscheidbaren Blütenregionen bezeichnet, 'Geneva-Typen' besitzen dagegen Blütenzonen mit und ohne Pigmente (SMITH, 1990 c). Unterschiedliche Pigmentkonzentrationen innerhalb der Blüte führen auch zu bestimmten Blütenmustern, den 'Fantasy-Typen' (SMITH, 1990 c). Die Farbe Grün bei *Saintpaulia*-Blüten ist auf Chloroplasten in den Petalen zurückzuführen. In solchen Blüten wurden Chlorophyll A und B, Xanthophyll A und B sowie Karotin nachgewiesen (SMITH, 1992).

Tab.29: 'Fünf-Gene-Modell' und Blütenpigmente bei *Saintpaulia* nach KHOKHAR *et al.* (1982) und SMITH (1990 a-d, 1991 a-c)

Blütenfarbe	Genbestand	Blütenpigmente
Weiß	w w _ _ _ _	Keine Pigmente
Gelb	W_ y y _ _ _	Flavonol
Pink	W_ _ r r _ D_	Pelargonidin-3-Rutinosid-5-Glucosid
Rot	W_ Y_ R_ b b D_	Päonidin-3-Rutinosid-5-Glucosid
Blau	W_ Y_ R_ B_ D_	Malvidin 3-Rutinosid-5-Glucosid
Coral	W_ Y_ r r _ d d	Pelargonidin-3-Rutinosid
Coral-Rot	W_ Y_ R_ b b d d	Päonidin-3-Rutinosid
Coral-Blau	W_ Y_ R_ B_ d d	Malvidin-3-Rutinosid

W/w = Weiß
Y/y = Gelb (Yellow)
R/r = Rot
B/b = Blau
D/d = Coral

Durch umfangreiche Kreuzungsexperimente bei *Saintpaulia* konnte SMITH für die Vererbung von Blütenfarben bei *Saintpaulia* das ‘Fünf-Gene-Modell’ (1990 d, 1991 a/b, vgl. Tab.29) aufstellen und Aussagen über dominante und rezessive Vererbung der Farben (1993 a, Tab.30) sowie weiterer Blütenmerkmale treffen (1993 b, Tab.30). Petalenanzahl (Blütenfüllung), Blütenform und bestimmte Blütenmuster sind genetisch determiniert und werden unabhängig von der Blütenfarbe vererbt (SMITH, 1993 b).

Tab.30: Vererbungsmodus der Blütenmerkmale bei *Saintpaulia ionantha* nach SMITH (1993 a/b)

Blütenfarbe		Blütenform/Blütenmusterung	
Dominant	Rezessiv	Dominantes Merkmal	Rezessives Merkmal
Blau	Alle anderen Farben	Zygomorphe Form	Sternform
Rot	Rosa, Weiß	Gefüllte Blüte	Einfache Blüte
Lavendelblau	Rot, Rosa, Weiß	Halbgefüllte Blüte	Einfache Blüte
Alle Farben	Weiß	Geneva-Rand	Farbiger Rand
Nicht-Coral-Farben	Coral-Farben	Gefranster Rand	Glatte Rand
Coral-Rot	Coral-Rosa	Gepunktete Blüte	Einfarbige Blüte
Helle Tönung	Dunkle Tönung	Gesprenkelte Blüte	Einfarbige Blüte

Aussagen über die Vererbung von Blütenfarben bei den untersuchten *Saintpaulia* lassen sich unter Berücksichtigung des ‘Fünf Gene-Modells’ (SMITH, 1990 d, 1991 a/b) und der vorliegenden Ergebnisse nur in einem bestimmten Umfang treffen. Aus der Selbstung von ‘Jantien’ entstanden blaue, blauviolette und rosafarbene Nachkommen, so daß folgende genetische Konstitution der L2 möglich ist: WW YY Rr BB DD. Eine 3:1-Aufspaltung der Sämlinge in Blau und Rosa war zu erwarten, jedoch verschob sich das Verhältnis zugunsten der blauen Blütenfarbe (8:1). Durch größere Versuchsumfänge könnte überprüft werden, ob es sich bei den vorliegenden Resultaten um eine tatsächliche Abweichung von der erwarteten MENDEL’schen Spaltung handelt. Das Auftreten der violetten Formen ist wahrscheinlich auf eine geringere Konzentration von Malvidin im Vergleich zu den blauen Pflanzen oder eine Pigmentkombination zurückzuführen (SMITH, 1990 b). Das Spaltungsverhältnis in einfache, halbgefüllte und gefüllte Exemplare (6:3:1 oder 5:3:1) ist nicht ohne weiteres mit bestehenden Modellen zu erklären. Schwierig ist es, eine klare Trennung zwischen den einzelnen Füllungstypen vorzunehmen, da häufig schon normale Pflanzen mit

fünzfähligen Blüten zusätzliche Petalen bilden können. Durch Teilung von Kronzipfeln in der Ober- oder Unterlippe entstehen Blüten mit sechs oder sieben Petalen. Andere Blütenglieder können ebenfalls von der Fünzfahl abweichen (IRMSCHER, 1959). Stellt man ungefüllte den halb- und gefüllten Nachkommen gegenüber, ist ein Aufspaltungsverhältnis von 2:1 sehr wahrscheinlich. Der große Anteil einfachblühender Individuen aus den Selbstungen von 'Jantien' und 'Tineke' steht im Gegensatz zu den Aussagen von SMITH (1993 b), wonach die Blütenmerkmale gefüllt und halbgefüllt dominant über ungefüllt vererbt werden sollen.

Die Ergebnisse der Selbstung von 'Tineke' zeigten den heterozygoten Zustand der L2. Innerhalb der Nachkommenschaft war anhand des Laubblattes schon eine 2:1-Aufspaltung in anthocyanführende Sämlinge (25) und in völlig anthocyandefekte Sämlinge (12) zu erkennen. Diese Einteilung ging einher mit der Aufspaltung der F1-Generation in 'nicht weißblühende' (creme und blau) und weißblühende Pflanzen. Unter Nutzung des 'Fünf Gene-Modells' von SMITH (1990 d) und des Aufspaltungsverhältnisses in die Blütenfarben Blau, Creme und Weiß könnte für die L2 von 'Tineke' folgender Genbestand angenommen werden: Ww YY Rr BB DD. Daraus ergibt sich mittels eines Kreuzungsschemas das hypothetische Spaltungsverhältnis Blau : Weiß : Creme (Rosa) wie 9:4:3 oder Anthocyanbildend : Anthocyanfrei wie 3:1. Die zu erwartenden Zahlen stimmen nicht mit den Ergebniswerten überein, was aus dem geringen Versuchsumfang resultieren kann.

Chromatografische Analysen von *Saintpaulia*-Blüten können die Bestimmung des Genotypes (betreffe der Blütenfarbe) unterstützen, da die Blütenpigmente bekannt sind (SKINNER *et al.*, 1994). So ist z.B. eine Trennung von rosafarbenen und sehr hellroten Individuen möglich (SMITH, 1990 b). Die Überprüfung der Sämlingsbestände mit chromatografischen Methoden könnte weitere Aufschlüsse über den genetischen Hintergrund der zweiten Sproßscheitelschicht der *Saintpaulia*-Chimären sowie deren F1-Nachkommen geben. Weitere interessante Ansatzpunkte zur genetischen Analyse würde ein Vergleich der Sämlingspopulationen aus den Selbstungen von L1-Homohistonten (Blattstecklingsregenerate) mit denen der entsprechenden, chimärischen Ausgangspflanzen (L2-Komponente) bringen.

Die Möglichkeiten der Segregation und der Nachweis chimärisch bedingter Sternmuster an Petalen bei *Saintpaulia ionantha* werden am Beispiel der Sorte 'Jantien' in der folgenden Übersicht dargestellt (Abb.93).

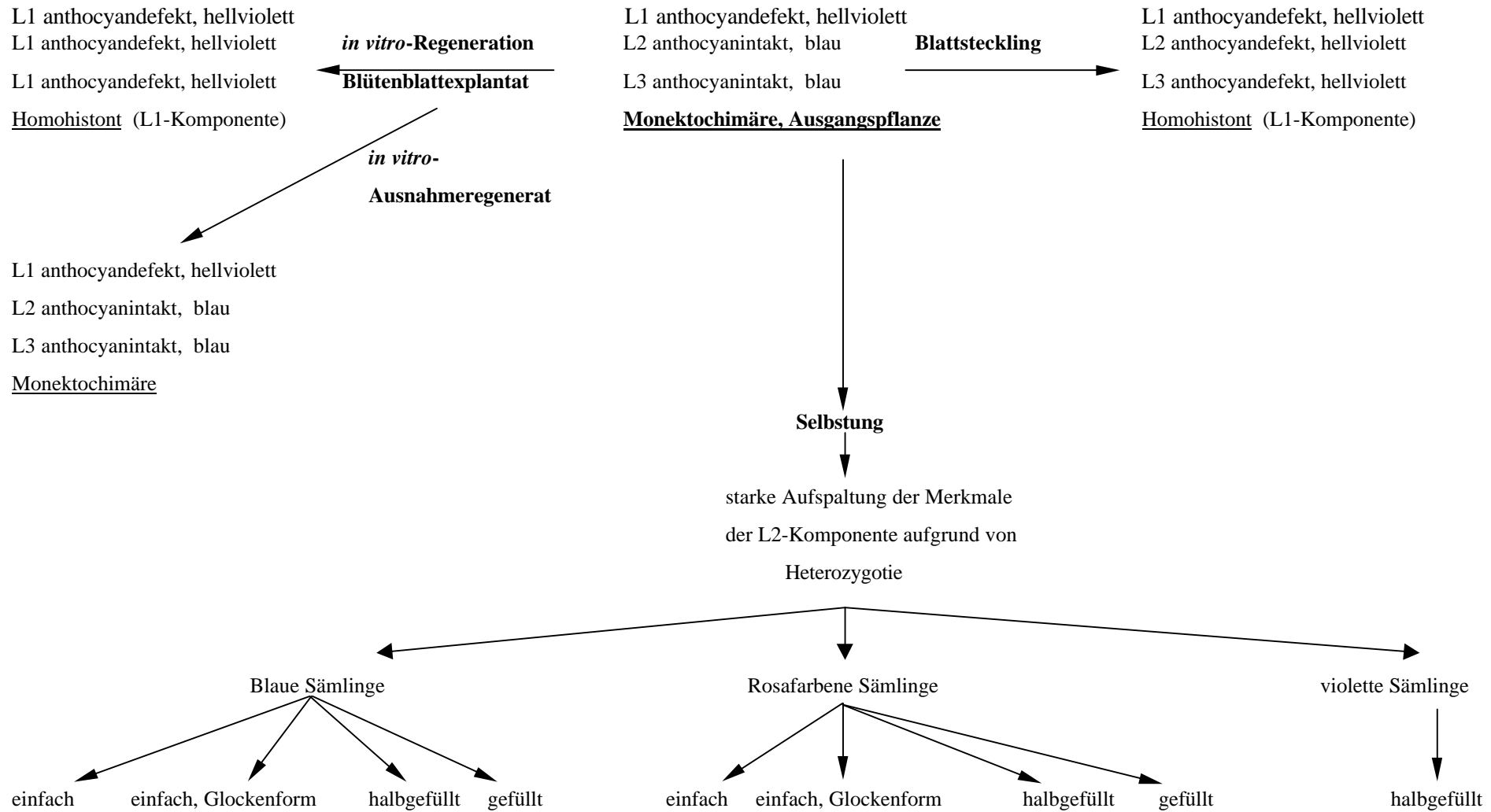


Abb.93: Segregation und Chimärenachweis bei *Saintpaulia ionantha* am Beispiel der Sorte 'Jantien'

4.3 Anmerkungen zur histogenetischen Konstitution des verwendeten Pflanzenmaterials

Untersuchungen des Pflanzenmaterials im zur Verfügung stehenden Zeitraum brachten mit unterschiedlichem Erfolg Aufschluß über die histogenetische und genetische Konstitution.

Für *Myosotis scorpioides* konnte kein histogenetisch bedingtes Blütenblattmuster nachgewiesen werden. Die Sämlinge blühten blau und zeigten alle eine mehr oder weniger stark ausgeprägte weiße Blütenmitte, so daß eine genetische Determination und nicht Chimärie als Ursache für die Musterung angenommen wird. Arbeiten von MOLL (1915), BATESON (1926) und CHITTENDEN (1927) belegen jedoch, daß chimärische Sternmuster bei *Myosotis* entstehen können.

Aus Selbstungen von *Myosotis alpestris* 'Stern von Zürich', einer Sorte mit blauen Blüten und weißen Streifen in der Petalenmitte, entstanden nur weißblühende, nie gemusterte Sämlinge (MOLL, 1915; CHITTENDEN, 1927). Anthocyan wurde nur in den Mesophyllzellen des blauen Petalenrandes gefunden, die von L1 abstammten. Anhand der Befunde von Chittenden kann davon ausgegangen werden, daß es sich bei 'Stern von Zürich' um eine Monektchimäre mit der Konstitution L1 = blau, L2 und L3 = weiß handelte ('monochlamidius blue over white periclinal' - CHITTENDEN, 1927). 'Weirleigh Surprise' zeigte ein reziprokes Muster (weißer Petalenrand und blaue Petalenmitte). Diese Sorte wurde von CHITTENDEN (1927) nur beschrieben und nicht anatomisch untersucht, da die Originalform nicht mehr existierte. Vermutlich war 'Weirleigh Surprise' ebenfalls eine Monektchimäre, mit der Konstitution L1 = weiß, L2 und L3 = blau. Bei beiden Varianten entspricht der Phänotyp des Petalenrandes (Blütenfarbe) dem Genotyp der L1, da er von ihr abstammt und Anthocyan bei *Myosotis* nur im Mesophyll gebildet wird.

Zwei im Muster ähnliche *Myosotis*-Varianten wurden 1924 gefunden und von CHITTENDEN (1929) untersucht. Jene Varianten besaßen Blüten mit blauem Rand und rosafarbener Mitte bzw. rosafarbenem Rand und blauer Mitte. Sie entstanden als Sports an rosa- bzw. blaublühenden Pflanzen. Diese Blütenmuster waren sehr instabil, an einer Pflanze konnten sowohl beide gemusterten Varianten als auch die entsprechenden einfarbigen Typen auftreten. Selbstungen der Varianten brachten wie bei 'Stern von Zürich' niemals gemustert blühende Sämlinge, aber die F1 beider Mustertypen enthielt blau- und rosablühende Nachkommen. Chimärie als Ursache für die Entstehung der Blütenmuster der letztgenannten *Myosotis*-Varianten konnte nicht exakt von CHITTENDEN nachgewiesen werden, aber die Interpretation der Musterentstehung durch verschiedenartige Plastiden

(Mutation und biparentale Vererbung bei anschließender Segregation) ist eher unwahrscheinlich. Möglicherweise fanden bei den zwei blau/rosa gemusterten *Myosotis*-Varianten häufig Schichtenumlagerungen statt (wie schon von CHITTENDEN angedacht), durch die neben L2-bürtigem Gewebe auch L1-bürtiges Gewebe an der Gametenbildung teilnahm und somit bei Selbstung beide Blütenfarben entstehen konnten. Das Wirken transponibler Elemente in L1- und/oder L2-bürtigem Blütenblattgewebe wäre auch eine denkbare Erklärung für das häufige Variieren der Blütenfarben und Musterungen dieser *Myosotis*-Varianten.

Bei der *Pelargonium-Zonale*-Hybride 'Mr. Wren' gelang ein eindeutiger Nachweis des chimärischen Sproßaufbaus. Der Wurzelaustrieb und die Selbstungsnachkommenschaft gaben Information über die genetische Beschaffenheit des subepidermalen Gewebes (L2, L3). Die Aufspaltung der Sämlinge in Rot und Rosa zeigte den heterozygoten Zustand des genetisch roten, L2-bürtigen Gewebes. Die Aussage von ALMOUSLEM *et al.* (1991), daß die L2 von 'Mr. Wren' einem Genbestand von R1r1 R2R2 entspricht, läßt sich durch die vorliegenden Ergebnisse bestätigen. Für die L3 kann die gleiche genetische Konstitution angenommen werden, da der Wurzelaustrieb ebenfalls rot blühte. Ein Heterozygotienachweis steht jedoch noch aus, wäre aber durch Selbstung möglich.

In vitro-Regenerate aus der Kalluskultur von 'Mr. Wren' entstammten ausnahmslos dem subepidermalen Gewebe. Diese Ergebnisse stehen im Einklang mit dem bisherigen Erkenntnisstand über die *in vitro*-Regeneration bei *Pelargonium* (CASSELLS & MINAS, 1983). Das Entstehen von roten Sprenkeln im weißen, L1-bürtigen Petalenrand von 'Mr. Wren' konnte noch nicht hinreichend geklärt werden. Möglich ist, daß es sich bei dieser Erscheinung um das Auftreten von transponiblen Elementen handelt, die die Anthocyan-synthese in L1-bürtigem Gewebe blockieren oder deblockieren. Ähnliche Sprenkelungen treten an den *Pelargonium-Zonale*-Hybriden 'Eggshell' (TILNEY-BASSETT *et al.*, 1995) und 'Salmon Speckers' auf. Ein Deblockieren oder Blockieren von Blütenfarbgenen bei Pflanzen mit einem heterozygoten Allelbestand ist phänotypisch gut zu erfassen, weil dieser Vorgang durch eine Farbänderung sofort sichtbar wird.

Für weitere Untersuchungen dieses Phänomens wäre die Etablierung eines homohistischen Klonen der L1-Komponente von 'Mr. Wren' notwendig. Im Untersuchungszeitraum war das noch nicht möglich. Außerdem könnten weitere Versuche zur 'doppelten Markierung' von Vorteil sein, um zu überprüfen, ob die Sprenkelungen bei einer tetraploiden Epidermis in gleichem Ausmaß auftreten.

Vorhandene Resultate im Vergleich mit früheren Arbeiten (POHLHEIM & PLASCHIL, 1993, 1994) dokumentieren anschaulich die periklinalchimärische Natur der untersuchten *Pelargonium-Peltatum*-Hybriden. In der VdP-Sortengruppe entstanden aus ‘Ville de Paris’ spontan und induziert durch Mutation drei neue Farbvarianten (‘Luisenhof’ (Lh), ‘Rote Luisenhof’ (RLh) und ‘Lila-Luisenhof’). Bei diesen Farbsports handelt es sich um Periklinalchimären mit einer Mutation nur in der L1. Anhand von aus Wurzeln regenerierten Adventivsprossen von Lh und RLh, die alle wie ‘Ville de Paris’ blühten, konnte gezeigt werden, daß der Idiotyp der L3 dieser Varianten noch VdP ist (POHLHEIM & PLASCHIL, 1994). Stecklingswurzeln werden endogen angelegt und repräsentieren somit die innere Chimärenkomponente (BATESON, 1916). Die Frage, ob die Farbänderung nur die L1 betrifft, ließ sich über einen indirekten Nachweis beantworten. Zusätzlich zur Blütenfarbänderung traten jeweils Sproßvarianten an Lh und RLh auf, die im Laubblatt ein weißes Binnenfeld zeigten. Weißkernformen besitzen die periklinalchimärische Konstitution Grün-Grün-Weiß, d.h. in L3 fand eine Chlorophylldefektmutation statt. Adventivsprosse aus Stecklingswurzeln der Weißkernformen waren einheitlich weiß (Homohistont der L3-Komponente), sie starben jedoch vor der Blüte ab. An den Weißkernformen traten wiederum einheitlich grüne Sprosse auf, die durch L2-Reduplikation entstanden. Die L2-Reduplikation bewirkte die Verdrängung des weißen Gewebekernes. Wurzelaustriebe dieser sekundär grünen Varianten blühten alle wie VdP. Damit wurde deutlich, daß das aus L2 in L3-Position gelangte Gewebe vom Idiotyp noch VdP war und das Lh und RLh Monektochimären mit einer Blütenfarbmuation in L1 sind. Demzufolge sind die Weißkernformen dieser Varianten Trichimären (POHLHEIM & PLASCHIL, 1994). Bei der *in vitro*-Regeneration von Adventivsprossen aus Laubblatt- und Internodienstücken von RLh/WK entstanden einheitlich weiße und grüne Pflanzen. Weiße Pflanzen (Homohistonten, L3-bürtig) starben ab, grüne Pflanzen wurden auf Erde überführt. Alle blühenden Regenerate zeigten die Blütenfarbe von VdP und stammten folglich von L2-bürtigem Gewebe ab (POHLHEIM & PLASCHIL, 1993).

An LLh und ihren Varianten konnten im Untersuchungszeitraum keine Wurzelaustriebe induziert werden bzw. sie starben schon vor der Blüte ab. Bei LLh und der Variante LLh/2 traten jedoch mehrmals L1-Perforationen in der Blüte auf. Sie verdeutlichten, daß die Innenkomponente noch den Idiotyp von VdP besitzt. Das Sternmuster von LLh und das Entstehen von LLh/1 aus LLh weisen daraufhin (Abb.94), daß die Blütenfarbmuation bei LLh wie bei Lh und RLh nur die erste Sproßscheitelschicht betrifft. Ebenfalls existiert von LLh eine Weißkernform, die bei L2-Reduplikation und Verdrängung des weißen Gewebes

einheitlich grüne Sprosse mit Sternmusterblüten bildet (Abb.94). Bei analoger Betrachtungsweise unter Beachtung der gleichen Abstammung dieser Sorte von VdP läßt sich schließen, daß LLh genau wie Lh und RLh eine Monektochimäre mit L1-Blütenfarbmuation und die Weißkernform eine Trichimäre ist. LLh/2 müßte gleichfalls eine Monektochimäre sein (Abb.94). Dagegen wird angenommen, daß LLh/1 eine Diektochimäre ist, da bei dieser Variante die Blüten einheitlich gefärbt sind (Abb.94), sich aber bei intensiver Sonneneinstrahlung Laubblätter mit grüner Mitte und hellgrünem Rand bilden. Offensichtlich liegen hier im L1- und L2-bürtigen Gewebe andere Plastidentypen als im L3-bürtigen vor. Bei einer weiteren Klonprüfung sollte analysiert werden, ob ein Homohistont der L1-Komponente von LLh aufgrund der veränderten Plastiden lebensfähig wäre. Folgende Chimärenkonstitutionen sind für die LLh-Varianten zu postulieren (Abb.94):

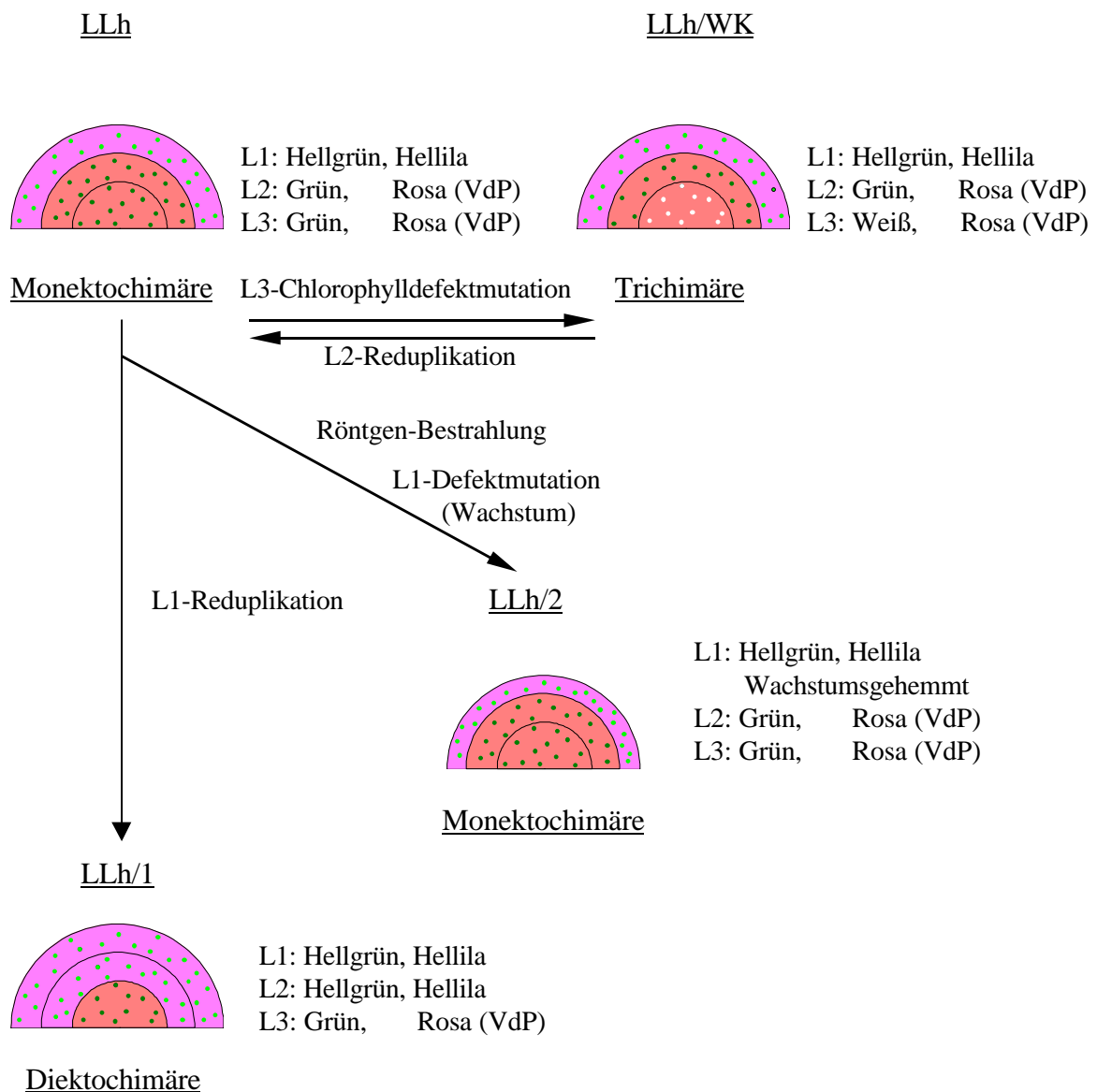


Abb.94: Histogenetische Konstitution und Entstehung der Varianten der *Pelargonium-Peltatum*-Hybride 'Lila-Luisenhof' (schematische Darstellung)

Eine besondere Stellung bei den untersuchten *Pelargonium*-Sorten nimmt 'Pink Happy Thought' ein. 'Pink Happy Thought' besitzt wie 'A Happy Thought' Weißkernlaubblätter (GGW). Das helle, unmaskierte Binnenfeld im Laubblatt von AHT und PHT entsteht durch chlorophylldefektes, L3-bürtiges Gewebe, das außerdem noch das darüberliegende, L2-bürtige Gewebe in der Chlorophyllbildung sowohl in vertikaler als auch horizontaler Richtung hemmt (BERGANN, 1962; POHLHEIM & RÖSSEL, 1989). Hier liegt ein Beispiel für die partnerinduktive Hemmwirkung vor, die schon CHITTENDEN (1927) an AHT beobachtete. Segregation ist ein wesentliches Kriterium für den Nachweis von Periklinalchimären. An AHT traten spontan grüne und weiße, rotblühende Sprosse auf (CHITTENDEN, 1925; POHLHEIM & RÖSSEL, 1989), jedoch waren weiße Sprosse nur begrenzt lebensfähig (Abb.95). Somit lagen beide Chimärenkomponenten entmischt vor (Pohlheim & RÖSSEL, 1989). Wurzelaustriebe von AHT waren weiß (CHITTENDEN, 1927), die Sämlinge der Selbstungen von AHT (CHITTENDEN, 1927; PLASCHIL, unveröfftl.) und PHT (PLASCHIL, unveröfftl.) immer grün.

Im Blütenblatt von PHT wirkt die Partnerinduktion in die entgegengesetzte Richtung. L2-bürtiges, anthocyanintaktes Mesophyllgewebe (Phänotyp weiß/ Genotyp rot) induziert im Bereich des Binnenfeldes in der darüberliegenden, anthocyandefekten, L1-bürtigen Epidermis eine Anthocyanbildung, die in einer kräftig rosafarbenen (im Gegensatz zum hellrosafarbenen Petalenrand) Petalenmitte resultiert.

Das Auftreten eines Rotsports an Blüten von PHT war mit einer Musteränderung des Laubblattes verbunden. Das Laubblatt, das sich unterhalb dieses Blütenstandes auf derselben Seite befand, war einheitlich grün, d.h. das weiße, L3-bürtige Binnenfeld wurde durch L2-Reduplikation verdrängt. Außerdem konnte offenbar gleichzeitig durch Perforation die L1 von L2 verdrängt werden, so daß der Rotsport in der Blüte sichtbar wurde. Anhand dieses Ereignisses läßt sich mit großer Wahrscheinlichkeit ableiten, daß PHT durch L1-Mutation aus AHT entstand und eine Trichimäre ist.

Ein weiteres Indiz für AHT als Innenkomponente von PHT sind die gleichen Blütenfarben der Selbstungsnachkommenschaften beider Sorten. TILNEY-BASSETT *et al.* (1995) geben betreffs der Blütenfarbe von AHT folgende genetische Konstitution an: R1R1 R2r2

Das bedeutet, AHT und somit auch PHT sind in L2 vom Genotyp heterozygot rot, die F1 nach Selbstung müßte eine 3:1-Aufspaltung für Rot : Rosa ergeben. Die Daten der Selbstungen des Untersuchungsmaterials waren in ihrem Umfang nicht ausreichend, um das hypothetische Aufspaltungsverhältnis zu bestätigen. Bei größeren Versuchsumfängen könnten sich die Versuchswerte den Erwartungswerten jedoch annähern. Darüber hinaus

wäre es möglich, daß bei PHT neben der L2 auch die L1 in gewissem Umfang an der Gametenbildung teilnimmt und deswegen die Aufspaltungsverhältnisse im Vergleich mit AHT nicht übereinstimmen.

Ein direkter Nachweis des Genotypes der dritten Sproßscheitelschicht durch den BATESON-Test wäre bei PHT noch erforderlich. Ferner ist ein eindeutiger Nachweis der Sproßscheitelschichten von PHT/1 zu erbringen. Unter den gegebenen Voraussetzungen kann für die Vertreter der AHT-Sortengruppe folgende Abstammung und histogenetische Konstitution angenommen werden (Abb.95):

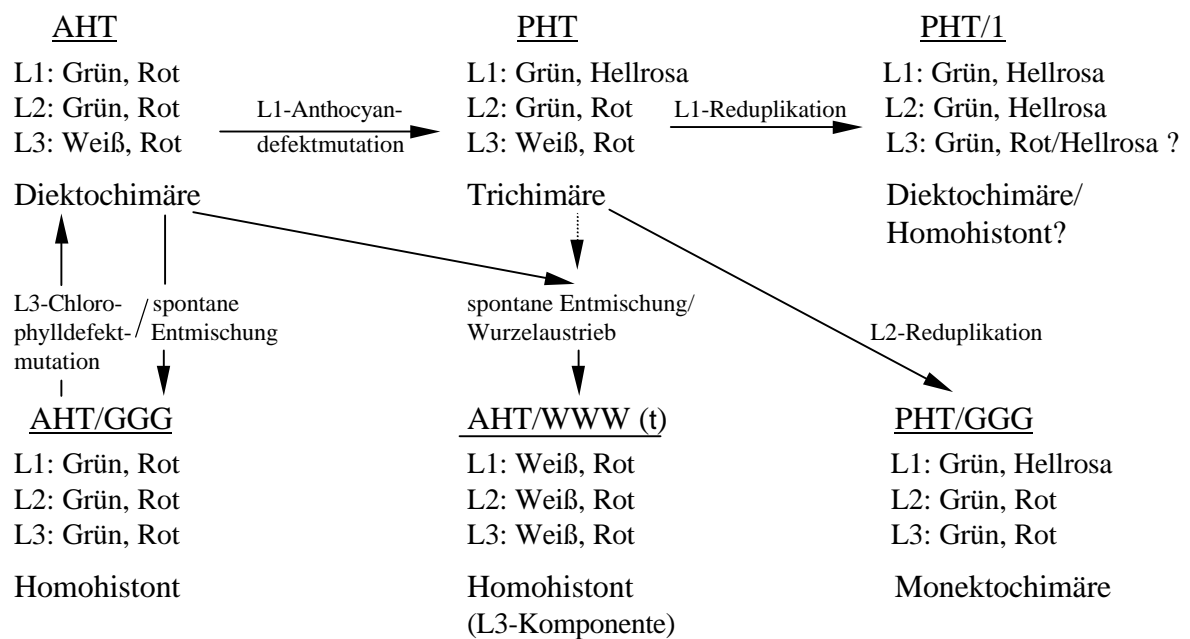


Abb.95: Histogenetische Konstitution und Entstehung der Varianten der *Pelargonium-Zonale*-Hybride 'A Happy Thought'

Besonders bei *Saintpaulia ionantha* ist es wichtig, die Ursachen für die Musterung bei Blüten eingehend zu untersuchen, da in herkömmlichen Sortimenten zahlreiche, verschiedene Blütenmuster vertreten sind. Gleichartige Muster haben bei *Saintpaulia* oft unterschiedliche Ursachen, was am Untersuchungsmaterial belegt werden konnte. Ein einfacher und relativ zeitsparender Test für die Überprüfung der eventuellen Chimärenstruktur sind die herkömmlichen Blattstecklingsregenerate.

Bei generativer und vegetativer Vermehrung von *Saintpaulia* können Pflanzen mit weißer Blüte schon im Laubblattstadium von farbigblühenden unterschieden werden, da letztere anthocyanführend im Laubblatt sind. So ist eine Selektion bei Segregation oder Aufspaltung der Nachkommen frühzeitig möglich.

Neben Blüten mit Sternmustern ('Contessa Lavinia Maggi') fanden bei *Camellia* auch gestreifte Blüten ('Mathotiana', 'Maria Morren') in den Analysen Verwendung, da hier wegen des Phänotypes analog ein chimärisches Muster vermutet wurde. Arbeiten an *Camellia japonica* waren auf anatomische Untersuchungen zur Farbstoffverteilung im Blütenblatt begrenzt. Dabei wurde herausgefunden, daß *Camellia* sowohl in der Epidermis als auch in subepidermalen Gewebeschichten des Blütenblattes Anthocyan ausbilden kann (vgl. 'Palazzo Tursi'). Anthocyandefekte in der L1 bei gleichzeitig anthocyanintakter L2 führen zu Sternmusterblüten ('Contessa Lavinia Maggi') oder zu einfarbigen, weißen Blüten ('Maria Morren'). In beiden Fällen können durch L1-Perforation oder die Deblockierung transponibler Elemente in L1-bürtigem Gewebe (die zu einem ständigen Wechsel des rezessiven Zustandes des Farballeles in den dominanten führt, vgl. NEVERS *et al.* 1986; TILNEY-BASSETT, 1986) Streifen, Petalen oder ganze Blüten mit anthocyanintaktem Gewebe entstehen. Das Ausmaß der Bildung des anthocyanintakten Gewebes wird durch den Zeitpunkt des Ereignisses bestimmt. Die vorliegenden Befunde der Farbstofflokalisationen im Blütenblatt lassen mit hoher Wahrscheinlichkeit darauf schließen, daß es sich bei allen analysierten gemusterten Sorten von *Camellia* um chimärisch bedingte Musterungen der Blüten handelt. Außerdem war zu erkennen, daß Sternmusterungen nicht durch Partnerinduktion sondern wegen des 'Durchscheinens' von anthocyanführendem Gewebe durch die anthocyandefekte Epidermis entstehen. So können zum Beispiel das Sternmuster und die Streifenbildung von *Camellia japonica* 'Contessa Lavinia Maggi' wie folgt erklärt werden:

L1-bürtiges Gewebe von 'Contessa Lavinia Maggi', das an der Mesophyllbildung im Blütenblatt (Randbereich) beteiligt ist, weist einen Anthocyandefekt auf. Das rosa Binnenfeld entsteht durch die Anthocyanausbildung in den L2-bürtigen, farbstoffintakten Mesophyllschichten unter der anthocyandefekten Epidermis, es liegt keine Partnerinduktion zwischen den genetisch verschiedenen Geweben vor, anthocyanhaltige Mesophyllschichten sind durch die Epidermis sichtbar. Zur Streifenbildung (rot) kommt es durch L1-Perforationen, bei denen L2-bürtiges Gewebe einen Teil der Epidermis bilden kann oder durch die Deblockierung von Farbstoffgenen in L1-bürtigem Gewebe.

In den untersuchten Fällen wird durch den Vergleich der periklinalchimärisch bedingten Musterbildung anderer Pflanzenarten davon ausgegangen, daß bei *Camellia* die L1 ebenfalls das Randmesophyll bildet. Es wäre aber auch aufgrund der Blütenblattgröße denkbar, daß die weißen Petalenränder von L2 gebildet werden und das Binnenfeldmesophyll L3-bürtig ist. Zur Klärung der Frage, ob es sich um eine Monektochimäre (L1 = anthocyandefekt, L2

und L3 = anthocyanintakt) oder eine Diektchimäre (L1 und L2 = anthocyandefekt, L3 = anthocyanintakt) bei Sternmuster-blüten von *Camellia* handelt, sind weiterführende Untersuchungen notwendig. Dazu könnte die ‘doppelte Markierung’ einer Sproßscheitelschicht durch einen Ploidieunterschied von Vorteil sein. Anzumerken ist darüber hinaus, daß die Anthocyanbildung in Mesophyllschichten bei anthocyandefekter Epidermis intensiver ist als bei anthocyanintakter.

Rhododendron simsii ist wie *Camellia japonica* in der Lage, in epidermalen und subepidermalen Geweben Anthocyan zu synthetisieren (IMAI, 1935 a; PLASCHIL, unveröfft.). Dabei ist die Intensität der Anthocyanbildung in der Epidermis größer als in tiefer liegenden Zellschichten.

Farbspote und Sternmuster der Blüten bei *Rhododendron simsii* entstehen nach DE LOOSE (1979) in der Regel in folgender Richtung (Abb.96):

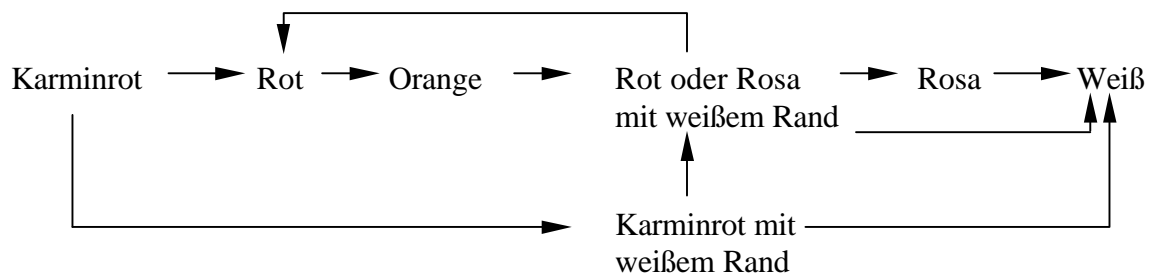


Abb.96: Entstehungsrichtung der Blütenfarben bei *Rhododendron simsii* nach DE LOOSE (1979)

Sternmuster wie bei ‘Inga’, ‘De Waele’s Favorite’ und anderen Sorten sind zurückzuführen auf die Anthocyanbildung in der anthocyandefekten Epidermis (L1-bürtig) durch partnerinduktive Kompensationswirkung der darunterliegenden anthocyanintakten, L2-bürtigen Gewebeschichten mit oder ohne Farbstoffbildung im Mesophyll des Petalenbinnenfeldes. Die L1 bildet bei *Rhododendron* das Randmesophyll, Hinweise dafür gaben schon IMAI (1935 a) und DE LOOSE (1979). DE LOOSE führte Bestrahlungsversuche an *Rhododendron simsii* mit Mutationsauslösung durch. Dazu verwendete er die periklinalchimärischen Sorten ‘De Waele’s Favorite’ (weiß/karminrot) und ‘Mevr. R. de Loose’ (weiß/rot). Bei den Experimenten erreichte DE LOOSE in großem Umfang eine Chimären-segregation in die unterschiedlichen Farbkomponenten (vgl. FARESTVEIT, 1968; PEREAU-LEROY, 1974), aber auch qualitativ veränderte Blütenmuster. HEUSREL (1972, zit. in DE LOOSE, 1979) wies nach, daß *Rhododendron* mit Weißrandblüten sich in Kreuzungen verhalten wie einfarbige Homohistonten der Innenkomponente. Aus den obengenannten und den eigenen Arbeiten läßt sich ableiten, daß Sternmusterungen bei *Rhododendron simsii*

chimärisch bedingt sind. Der weiße Blütenblattrand entsteht durch die Beteiligung der anthocyandefekten L1 an der Mesophyllbildung, das farbige Binnenfeld durch Anthocyaninduktion in der L1-bürtigen Epidermis von dem darunterliegenden, anthocyanintakten, L2-bürtigen Gewebe. Darüber hinaus kann im L2-bürtigen Mesophyll auch Farbstoff gebildet werden.

Außerdem gibt es bei unterschiedlichen *Rhododendron*-Varietäten neben Sternmustern verschiedene andere Musterungen (Streifen, Flecke), die ebenfalls chimärisch bedingt sein (IMAI, 1935 a) und im Zusammenhang mit 'Transponiblen-Element-Systemen' stehen können (TILNEY-BASSETT, 1986).

Ploidiemarkierungen und *in vitro*-Arbeiten wären auch bei *Rhododendron simsii* für weitere Untersuchungen möglich, würden sich jedoch wegen der Spezifik dieser Pflanze zeitaufwendiger gestalten.

Für die *Verbena*-Hybride 'Aphrodite' konnte über 'doppelte Markierung' der L1 eindeutig der Chimärennachweis der Petalenmusterung gezeigt werden. L1-bürtiges Gewebe bildet die Epidermis und einen Teil des Mesophylls der Petalen (Randbereich). Die Ploidiegrenze im Mesophyll geht einher mit der Farbgenze in der oberen Epidermis, nur über diploidem, L2-bürtigem Mesophyll wird in der oberen Epidermis eine Farbstoffbildung induziert. Eine Segregation der Ploidiechimäre, die die vorliegenden Resultate unterstützen würde, trat im Untersuchungszeitraum nicht auf.

CHITTENDEN (1927) nimmt in seiner Arbeit ebenfalls Bezug auf Blütenmuster bei *Verbena*. Für farbige Blüten mit weißem Rand geht er davon aus, daß sich die L1 in der Randzone an der Mesophyllbildung beteiligt und daß es sich bei den gemusterten Pflanzen ähnlich wie bei *Myosotis* um Monektochimären ('monochlamidius periclinal') handelt.

4.4 Zur Stabilität der chimärisch bedingten Sternmuster an Petalen

Die Stabilität chimärisch bedingter Sternmusterungen von Blüten ist arten- und sortenabhängig. Generell kann eingeschätzt werden, daß periklinalchimärische Sternmuster über einen längeren Zeitraum stabil sind und in den meisten Fällen vegetativ erhalten werden können. Eine Verdrängung der Musterung findet häufiger durch L1-Reduplikationen als durch L1-Perforationen statt.

Bei CRAMER (1907) wird das Entstehen von einfarbigen Blüten ('Verlaufen') an gestreift blühenden Sorten erwähnt. So sollen bei verschiedenen Varietäten von *Camellia*, *Pelargonium*, *Dianthus*, *Verbena* und *Rosa* L. einfarbige Blüten entstanden sein. Vermutlich handelt es sich hierbei um chimärische Muster, die wiederum durch L1-Reduplikation oder L1-Perforation in eine der Komponenten entmischten. Chimärenentmischung scheint auch bei den beschriebenen gestreiften *Phlox*-Sorten vorzuliegen, die nach Wurzelstecklingsvermehrung nur noch selten gestreifte Exemplare hervorbrachten (MAGNUS; zit. in: CRAMER, 1907), denn die Methode der Wurzelsproß-bildung wurde später von BATESON (1916) zur Chimärensegregation und Isolierung der Innenkomponente (L3) verwendet. An gestreiften *Verbena*-Sorten bildeten sich ebenfalls durch Knospenvariation einfarbige Blüten, die Musterungen ließen sich durch Stecklingsvermehrung nur im geringen Maße erhalten (LEMOINE, 1867; zit. in: CRAMER, 1907). Darüber hinaus wird von CRAMER (1907) geschlußfolgert: „Bei *Verbena*-Varietäten ist das Variieren der Blüten-Farbe und Streifen durch Knospenvariation sehr allgemein...“. Im *Verbena*-Klon 'Aphrodite' verdoppelte sich wie beschrieben mit einer geringen Häufigkeit sektoriell die L1, homohistische, weißblühende Seitensprosse entstanden, das Sternmuster ließ sich aber unproblematisch durch Stecklingsvermehrung erhalten.

RÖSSEL (1990) erfaßte Perforations- und Reduplikationsereignisse an verschiedenen Klonen der sternblütigen *Pelargonium-Zonale*-Hybride 'Rosa Liebling' und am periklinal-chimärischen 'Weißen Liebling' quantitativ. Sie fand im Vergleich heraus, „daß eine haploide Zellenlage gegenüber einer diploiden Zellenlage relativ instabil“ ist und daß es in Abhängigkeit der Ploidiestufe und der daraus resultierenden Differenzen im Zeitpunkt von Perforationen und Reduplikationen Unterschiede im Ausmaß der Ereignisse gibt.

Quantitative Analysen des vorliegenden Untersuchungsmaterials wie bei RÖSSEL waren wegen des zum Teil geringen Umfangs der Pflanzenbestände nicht möglich. Jedoch zeichnete sich ab, daß hauptsächlich die Varianten von *Pelargonium* 'Pink Happy Thought', 'Lila-Luisenhof' und LLh/2 von spontanen Schichtenumlagerungsprozessen betroffen waren. An *Pelargonium* 'Lednice' fanden L1-Perforationen häufig nach Kolchizinierung statt, was auf eine zusätzliche Schädigung der wachstumsgehemmten L1 hindeutet.

Bei *Saintpaulia* waren in sehr geringem Umfang sowohl L1-Reduplikationen als auch L1-Perforationen zu beobachten, die aber, da sie nur sektoriell auftraten, nicht zu neugeschichteten Chimären oder Entmischungen führten, sondern als zeitlich begrenztes Ereignis erschienen. Im Kontrast zur hohen Stabilität von chimärischen *Saintpaulia* steht aufgrund des Anlagemodus von Adventivsprossen die fast vollständige Segregation bei

vegetativer Vermehrung. Reproduzierbar sind die chimärischen Blütenmuster an *Saintpaulia* nur über Achselsprosse und Sprosse an Blütenständen (SWITZER, 1991; HANCOCK, 1993; LIPSON, 1995) oder durch spezielle *in vitro*-Techniken. Alle anderen Untersuchungsobjekte zeigten in der Stabilität der histogenetisch bedingten Petalenmusterung im Vergleich zu *Saintpaulia* eher ein entgegengesetztes Verhalten. Sie entmischten häufiger zu Homohistonten, die Musterungen ließen sich aber über Stecklinge vegetativ erhalten.

Rhododendron scheint eine hohe Stabilität der periklinalchimärischen Sproßscheitelschichtung aufzuweisen. Aufgrund des geringen Umfangs des zur Verfügung stehenden Pflanzenmaterials konnten dazu jedoch keine intensiven Beobachtungen durchgeführt werden. An einigen Blüten der untersuchten Pflanzen zeigte sich aber eine teilweise Verbreiterung des weißen Blütenblattrandes. DE LOOSE (1979) gelang es mit Bestrahlungsexperimenten an *Rhododendron* 'De Waele's Favorite' und 'Mevr. R. de Loose', Mutationen und Chimärensegregation (sowohl L1-Perforation als auch L1-Reduplikation) auszulösen.

4.5 Zur Bildung chimärisch bedingter Anthocyanmuster und Blütenfarben sowie Klassifizierung von Sternmustern an Petalen

RÖSSEL (1990) nahm in ihrer Arbeit eine Klassifizierung chimärisch bedingter Blütenmuster vor und erklärte sie wie folgt:

1. Blüten mit unregelmäßiger Sektorbildung auf andersfarbigem Untergrund durch Schichtenrearrangements oder instabile Allelzustände (primäre Meriklinal- und Sektorialchimären)
2. Blüten mit stabiler Sektorbildung auf andersfarbigem Untergrund (Sternblütigkeit) und Blüten mit andersfarbiger Randzone durch Partnerinduktion und L1-Beteiligung am Blütenblattmesophyll (stabile Muster an Periklinalchimären)
3. Blüten mit neuartigen Blütenfarben durch Partnerinduktion (vgl. PEREAU-LEROY, 1974) (Periklinalchimären)

Dieser Einteilung chimärisch bedingter Blütenblattmusterungen kann weitgehend zugestimmt werden, die Ursachen der Bildung von Sternmustern oder Blüten mit andersfarbigem Randbereich sind jedoch vielfältiger als bei RÖSSEL beschrieben. Grundvoraussetzungen für solche Musterungen sind auf jeden Fall ein Anthocyandefekt in L1 oder L2 sowie die Beteiligung der L1 an der Bildung des Blütenblattrandmesophylls.

Chimärisch bedingte Sternmuster der Petalen könnten auch ohne L1-Beteiligung am Blütenblattmesophyll entstehen, wenn aufgrund der Petalengröße drei Sproßscheitelschichten in das Blütenblatt eingehen und L2-bürtiges Gewebe wie bei Laubblättern einen andersfarbigen Rand bildet. Bisher liegen aber keine Befunde für solche Muster vor.

Nicht jeder Anthocyandefekt an chimärischen Pflanzen resultiert in einer Musterbildung. So hat z.B. die *Pelargonium-Zonale*-Hybride 'Weißer Liebling' die genetische Konstitution L1 = weiß, L2 und L3 = rot (Monektochimäre), besitzt aber weiße Blüten (RÖSSEL, 1990). Partnerinduktion ist häufig eine weitere, aber nicht obligate Bedingung für die Entstehung von stabilen, chimärisch bedingten Blütenmustern. Desweiteren konnte bei der Partnerinduktion, die in Blütenblättern auftritt, immer nur eine Kompensations-, nie aber eine Hemmwirkung wie z.B. im Laubblatt der *Pelargonium-Zonale*-Hybride 'A Happy Thought' (POHLHEIM & RÖSSEL, 1989), festgestellt werden.

Eine weitere Rolle für die Möglichkeit der Musterbildung chimärischen Ursprungs an Blüten spielt die genetische Expression der Blütenfarbe in spezifischen Blütenblattgeweben. Ausgehend von den in dieser Arbeit vorgestellten Untersuchungen und der Auswertung der Literatur zu diesem Forschungsgebiet können chimärisch bedingte Sternmuster an Petalen

oder Blüten mit andersfarbigem Blütenblattrand in unterschiedliche Typen eingeteilt werden. Dabei sollte beachtet werden, daß das Vorliegen eines Anthocyandefektes entweder die Bildung von völlig weißen Blütenblattgeweben zur Folge hat oder daß das anthocyandefekte Gewebe lediglich Farbstoff in geringerer Konzentration (bzw. eine andere Farbe) als das anthocyanintakte synthetisiert. Unter Berücksichtigung der genannten Bedingungen für die histogenetisch bedingte Sternmusterung in der Petalenfärbung können fünf Sternmustertypen voneinander unterschieden werden. Sie sind in der Tab.31 systematisiert und lassen sich wie folgt charakterisieren:

Typ 1-Anthocyan kann nur in der Epidermis synthetisiert werden. L1 bildet das Randmesophyll und ist anthocyandefekt. Anthocyanintaktes, L2-bürtiges Mesophyllgewebe (Phänotyp weiß) induziert in der darüberliegenden, L1-bürtigen Epidermis die Anthocyanbildung (Partnerinduktion).

Typ 2-Es kann sowohl in der Epidermis als auch im Mesophyll Anthocyan gebildet werden. Die L1 ist anthocyandefekt und nimmt an der Mesophyllbildung im Randbereich des Blütenblattes teil. L2-bürtiges, anthocyanintaktes Mesophyllgewebe induziert keinen Farbstoff in der darüberliegenden, anthocyandefekten, L1-bürtigen Epidermis.

Typ 3-Sowohl in der Epidermis als auch im Mesophyll kann Anthocyan synthetisiert werden. Die anthocyandefekte L1 bildet die Epidermis und das Randmesophyll. Anthocyanintaktes, L2-bürtiges Mesophyllgewebe induziert im Petalenbinnenfeld die Anthocyanbildung in der darüberliegenden, L1-bürtigen Epidermis (Partnerinduktion).

Typ 4-Anthocyan wird ausschließlich im Mesophyll gebildet. Die L1 beteiligt sich an der Randmesophyllbildung und ist anthocyanintakt, die L2 ist anthocyandefekt. Zwischen L1- und L2-bürtigem Gewebe findet keine Partnerinduktion statt.

Typ 5-Anthocyan kann nur in den Mesophyllzellen synthetisiert werden. Das Randmesophyll wird von der anthocyandefekten L1 gebildet. Anthocyanintaktes, L2-bürtiges Gewebe besitzt keine partnerinduktive Wirkung auf L1-bürtiges, anthocyandefektes Gewebe.

Tab.31: Übersicht der Entstehung der chimärisch bedingten Sternmustertypen oder Blüten mit andersfarbigem Blütenrand

Typ	Farbstoffbildung		Genotyp der L1		Genotyp der L2		Partner-induktion
	Epidermis	Mesophyll	anthocyan-defekt	anthocyan-intakt	anthocyan-defekt	anthocyan-intakt	
1	+		+			+	+
2	+	+	+			+	-
3	+	+	+			+	+
4		+		+	+		-
5		+	+			+	-

Die in dieser Arbeit präsentierten Untersuchungsobjekte können anhand der vorliegenden Ergebnisse und dieser Systematik einem Sternmustertyp zugeordnet und miteinander verglichen werden.

Da in der Gattung *Myosotis* in den bekannten Fällen Anthocyan ausschließlich in Mesophyllzellen gebildet wird (BATESON, 1926; CHITTENDEN, 1927), können nur die Sternmustertypen 4 ('Stern von Zürich') und 5 ('Weirleigh Surprise') auftreten.

Die *Pelargonium-Zonale*- und *Pelargonium-Peltatum*-Hybriden dagegen sind in der Lage, lediglich in den Epidermiszellen Anthocyan (RÖSSEL, 1990; PLASCHIL, unveröfftl.) zu bilden, so daß chimärisch bedingte Stern- oder Randmuster bei *Pelargonium* nur infolge von Partnerinduktion von L2-bürtigem auf L1-bürtiges Gewebe (Kompensationswirkung) entstehen und dem Typ 1 entsprechen.

Petunia hybrida, *Phlox subulata* sowie die *Verbena*-Hybriden (in der unteren Epidermis kein Anthocyan) stimmen in der Anthocyanbildung und im Sternmustertyp (1) mit *Pelargonium* überein.

Innerhalb der Art *Rhododendron simsii* konnten verschiedene Sternmustertypen (1, 3) beobachtet werden, bei denen jeweils die Partnerinduktion wirkt. *Rhododendron* kann sowohl in den Epidermis- als auch in den Mesophyllzellen Anthocyan synthetisieren, jedoch wird im anthocyanintakten Mesophyll nicht immer Farbstoff phänotypisch ausgeprägt.

Saintpaulia ionantha ist ebenfalls in der Lage, in den Epidermen und im Mesophyll Anthocyan zu bilden, Partnerinduktion findet zwischen den Geweben und Zellen statt. Demzufolge liegt hier der Sternmustertyp 3 vor.

Chimärisch bedingte Sternmuster der Petalen bei *Camellia japonica* gehören aufgrund der vorliegenden Befunde wahrscheinlich zum Typ 2. Anthocyan kann in Epidermis und im Mesophyll synthetisiert werden, Partnerinduktion wurde nicht beobachtet.

Ungeteilte Zustimmung findet RÖSSELS These der Bildung neuartiger Blütenfarben durch partnerinduktive Kompensationswirkung (vgl. PEREAU-LEROY, 1974), wobei hier nicht das gesamte Blütenblatt betroffen sein muß, sondern sich diese Wirkung auch auf Petalenabschnitte beschränken kann, wie bei den Blütenblattbinnenfeldern der Sternmuster. Häufig sind die neuartigen Blütenfarben intermediäre schon bekannter Blütenfarben. Beispielsweise zeigte PEREAU-LEROY (1974) anhand von morphologischen und cytologischen Untersuchungen an der Nelkensorte 'Jaqueline' das Entstehen der orangen Blütenfarbe dieser Mutante (spontan aus 'William Sim') als Ergebnis der Zellzwischenwirkungen der genetisch gelben Epidermis und des genetisch roten, subepidermalen Gewebes. Ploidiemarkierte Pflanzen (4-2-2 und 2-4-4) von 'Jaqueline' bildeten nach Bestrahlung gelb- und rotblühende Sprosse, deren Ploidiestufe mit der Farbmarkierung übereinstimmte und die histologische Abstammung verdeutlichte. Ebenso konnte der chimärische Charakter und die partnerinduktive Wirkung bei der orangefarbenen *Dianthus caryophyllus* 'Jacky' von PEREAU-LEROY (1974) nachgewiesen werden. Gleiche partnerinduktive Effekte, die zu intermediären Farbtönen führen, liegen bei dem Petalenbinnenfeld von der *Pelargonium-Zonale*-Hybride 'Rosa Liebling' (RÖSSEL, 1990), *Saintpaulia ionantha* 'Jantien' (PLASCHIL, unveröfftl.) und den Brakteen von *Euphorbia pulcherrima* 'Eckes Rosa' vor (BERGANN, 1961 b, 1962).

Das Auftreten von Sektoren in unterschiedlicher Größe und Häufigkeit an Blütenblättern ist bei einer Anzahl von Pflanzenarten bekannt. Ursache dafür sind instabile Allelzustände oder Schichtenrearrangements, wobei erstere wahrscheinlich häufiger vorkommen. Bei solchen Fällen ist zu prüfen, ob es sich nicht um zeitlich begrenzte, epigenetische Chimärenbildung handelt. Wahrscheinlich existiert bei transgenen Petunien eine epigenetische Chimären-Variante (OLBRICHT, 1996; OLBRICHT, mündliche Mitteilung).

4.6 Gegenüberstellung von chimärisch bedingten Laub- und Blütenblattmustern

Da Blütenblätter eine spezielle Form von Blättern darstellen, ist eine Gegenüberstellung der chimärisch bedingten Musterungen von Laub- und Blütenblättern von Interesse (Abb.97). Dabei ist zu klären, welche Sproßscheitelschichten in welchem Umfang an der Bildung der pflanzlichen Organe beteiligt sind. Eine zusammenfassende Darstellung zur L1-Beteiligung an der Blattmesophyllbildung ist bei TILNEY-BASSETT (1986) zu finden.

Bei dikotylen Pflanzen gehen in der Regel drei Sproßscheitelschichten mit ihren Geweben in das Laubblatt ein, in Ausnahmefällen können es aber auch vier sein (RASHID, 1993). Musterungen entstehen hauptsächlich durch einen Chlorophylldefekt in L2 oder L3. L2-bürtiges Gewebe bildet demnach einen weißen oder grünen Rand. Bei einigen Pflanzenarten der Dikotylen ist jedoch auch L1-bürtiges Gewebe an der Mesophyllbildung beteiligt. In Anlehnung an TILNEY-BASSETT (1986) lassen sich die Dikotylen diesbezüglich in vier Gruppen gliedern (vgl. Abb.97):

Der ersten Gruppe sind Pflanzen zuzuordnen, bei denen die L1 regelmäßig Randmesophyll bildet, aber ungleichmäßig im Ausmaß. Als Ursachen werden dafür immerspaltende Periklinalchimären (*Mentha arvensis* L. 'Variegata'; POHLHEIM, 1971) angegeben, bei denen sich die L1 schon im Sproßscheiden redupliziert und es dadurch zu einer Verdrängung der anderen Schichten kommen kann. Deren homohistische Sprosse sind nur begrenzt lebensfähig.

Zu der zweiten Gruppe gehören die Vertreter, deren L1-Beteiligung am Blattmesophyll auf einer Wachstumshemmung des L2-bürtigen Gewebes basiert. Durch verminderte Wuchsleistung und geringeren Wachstumsdruck von L2-bürtigem Gewebe auf L1-bürtiges, werden dort perikline Teilungen begünstigt. Bei normalwüchsiger L3 kann der zusätzlich von innen wirkende, starke Wachstumsdruck auf die L2 dazu führen, daß der Gewebezusammenhang der L2 verlorenght und L2-bürtiges Gewebe nur noch fragmentarisch im Mesophyll zu finden ist (*Pelargonium-Zonale*-Hybride 'Kleiner Liebling'; POHLHEIM, 1973, 1981, 1983).

Die dritte Gruppe bilden die Vertreter mit regelmäßiger L1-Beteiligung am Randmesophyll (*Veronica gentianoides* VAHL; CORRENS, 1928), die zu einem regelmäßigen Blattrand führt, oder Chimären mit immerspaltender Epidermis, wo sektorale Entmischung regelmäßig außerhalb des Sproßscheiden auftritt (*Salvia officinalis* L. 'Tricolor'; TILNEY-BASSETT, 1963) und ein unregelmäßiger, andersfarbiger Blattrand gebildet wird.

In die vierte Gruppe gehören Pflanzenarten, deren L1 nicht oder nur ausnahmsweise und in sehr geringem Umfang an der Blattrandmesophyllbildung teilnimmt (*Primula vulgaris* HUDS.; WEGNER, 1995).

Bei monokotylen Pflanzen stammen die Laubblattgewebe von zwei oder drei Sproßscheitelschichten ab (BIELE, 1992). Im Vergleich zu den Dikotylen ist bei den Monokotylen eine L1-Beteiligung an der Randmesophyllbildung häufiger zu finden (TILNEY-BASSETT, 1986). Unabhängig von der Anzahl der Sproßscheitelschichten, die mit ihren Geweben in das Laubblatt eingehen, beteiligt sich die L1 regel- oder unregelmäßig an Bildung des Randmesophylls (BIELE, 1992; Abb.97). So erfolgt bei *Chlorophytum comosum* (THUNB.) JACQUES 'Variegatum', *Dracaena deremensis* (N. E. BR.) ENGL. 'Warneckii' (BIELE, 1992) und *Alstroemeria spec.* (WEGNER, 1995) die Bildung von L1-bürtigem Randmesophyll regelmäßig und führt zu konstanten Musterungen.

Eine Zwischenstellung zwischen Laub- und Blütenblättern nehmen die Brakteen (Hochblätter) ein, an denen ebenfalls periklinalchimärisch bedingte Musterungen entstehen können (Abb.97). Die *Euphorbia pulcherrima* WILLD. 'Trebstii alba' besitzt rahmweiße Brakteen mit einem schwach rosagefärbten Binnenfeld. BERGANN (1962) wies die chimärische Konstitution dieser *Euphorbia*-Sorte und die histogenetische Entstehung der Musterung nach. Demzufolge sind L1 und L2 anthocyandefekt (weiß) und die L3 ist anthocyanintakt (rot). Farbstoff wird in L3-bürtigem Gewebe gebildet und darüber hinaus zum Teil in darüberliegendem, L2-bürtigem Gewebe induziert. Im Vergleich mit den anderen Sorten der Sportfamilie wurde deutlich, daß sich im vorliegenden Fall die L1 nicht an der Mesophyllbildung im Randbereich beteiligt (BERGANN, 1962).

Untersuchungen zu histogenetisch bedingten Blütenblattpatternen wurden nur an dikotylen Pflanzenarten durchgeführt (Abb.97). Generell wird bei den untersuchten Pflanzen angenommen, daß nur zwei Sproßscheitelschichten mit ihren Geweben in das Blütenblatt eingehen. Eine Ausnahme könnte dabei aufgrund der Petalengröße *Camellia japonica* sein.

Zu periklinalchimärisch bedingten Blütenblattpatternen kann es dabei nur kommen, wenn sich L1-bürtiges Gewebe an der Randmesophyllbildung beteiligt. L1-bürtige Petalenränder variieren in ihren Ausmaßen zwischen und innerhalb der Pflanzenarten bzw. -gattungen. Bei *Pelargonium* zeigen die Sorten 'Mr. Wren' und 'Lila-Luisenhof' einen gut sichtbaren, L1-bürtigen Blütenblattrand, wogegen der L1-bürtige Rand bei 'Pink Happy Thought' unregelmäßiger und schmaler ist. Unterschiedlich breite Petalenränder sind ebenfalls bei *Rhododendron simsii* bekannt (DE LOOSE, 1979). An *Pelargonium* 'Rosa Liebling' (RÖSSEL, 1990) und der *Verbena*-Hybride 'Aphrodite' wurde nachgewiesen, daß eine

höherploide L1 aufgrund der 'sporophytischen Balancierung' wie bei Laubblättern (SCHNEIDER, 1996) auch bei Petalen in größerem Umfang (als eine diploide L1) an der Mesophyllbildung teilnimmt und dadurch breitere Ränder entstehen.

Über die L1-Beteiligung an der Randmesophyllbildung der Petalen bei Monokotylen ist bisher nichts Näheres bekannt. Erste anatomische Untersuchungen an Blüten der Ploidiechimäre *Sansevieria trifasciata* 'Laurentii' (4-2-2) deuten daraufhin, daß hier die Randmesophyllzellen tetraploid sind und demnach von L1 abstammen.

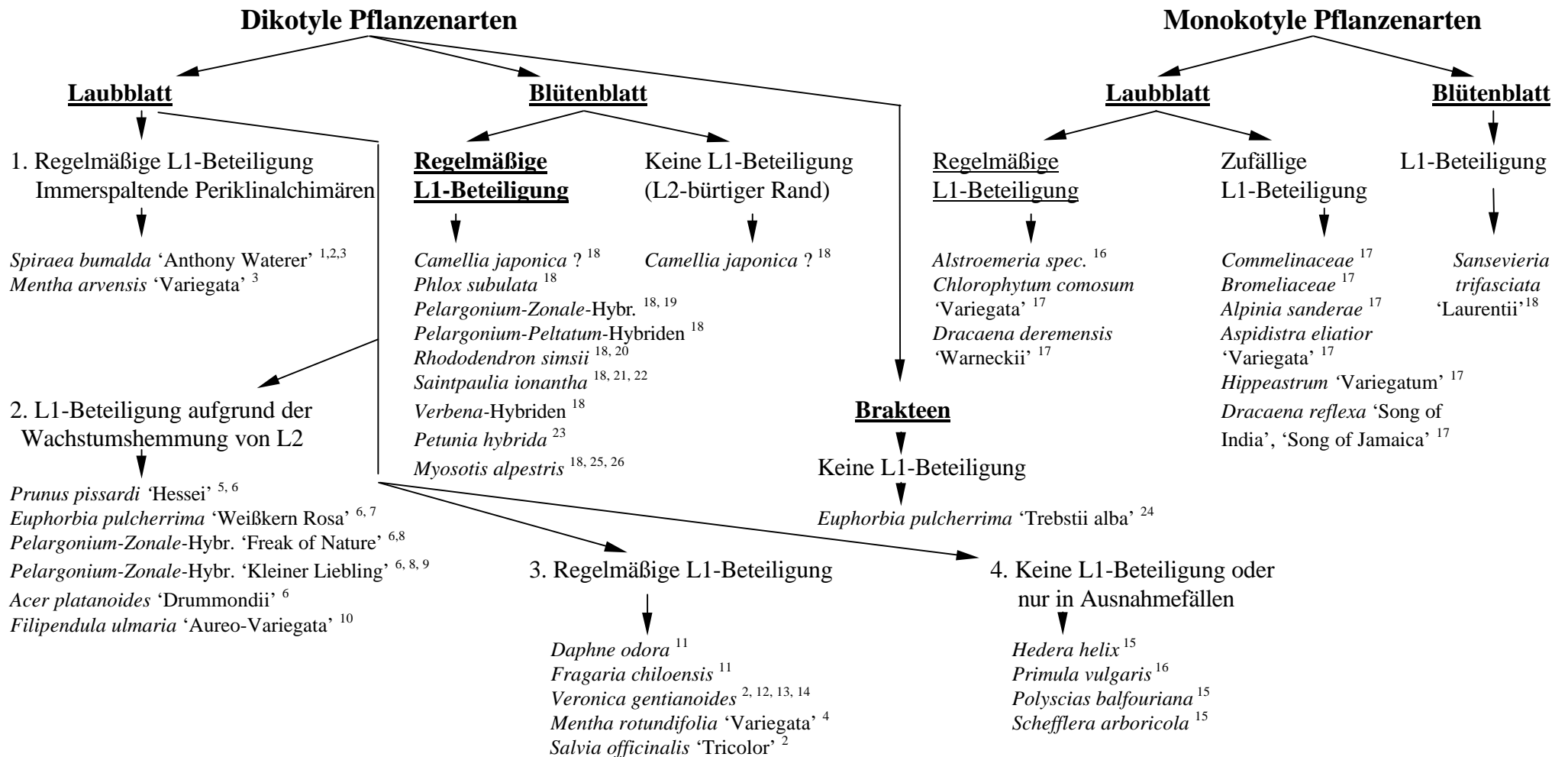


Abb.97: Periklinalchimärisch bedingte Musterbildung in Hinblick auf die L1-Beteiligung an der Randmesophyllbildung nach TILNEY-BASSETT (1986), WEGNER, (1995), BIELE (1992), PLASCHIL

- | | | |
|-------------------------------|--------------------|-----------------------|
| 1. KÜSTER, 1919, 1927 | 11. IMAI, 1935 b | 21. POHLHEIM, 1980 |
| 2. TILNEY-BASSETT, 1963 | 12. CORRENS, 1928 | 22. LINEBERGER & |
| 3. POHLHEIM, 1971 | 13. MASSEY, 1928 | DRUCKENBROD, 1985 |
| 4. SABNIS, 1932 | 14. RENNER, 1936 | 23. OLBRICHT, 1994 |
| 5. POHLHEIM, 1970 | 15. RASHID, 1993 | 24. BERGANN, 1962 |
| 6. POHLHEIM, 1983 | 16. WEGNER, 1995 | 25. CHITTENDEN, 1927, |
| 7. BERGANN & BERGANN, 1960 | 17. BIELE, 1992 | 1929 |
| 8. POHLHEIM, 1973 | 18. PLASCHIL | 26. BATESON, 1926 |
| 9. POHLHEIM, 1981 | 19. RÖSSEL, 1990 | |
| 10. POHLHEIM & KAUFHOLD, 1985 | 20. DE LOOSE, 1979 | |

Anhand der Übersicht, in die sicher noch weitere Beispiele eingefügt werden können, wird deutlich, daß sowohl Laub- als auch Blütenblattmuster bei Periklinalchimären durch die L1-Beteiligung an der Randmesophyllbildung entstehen können. Bei periklinalchimärisch bedingten Blütenblattmustern der Dikotylen konnte bisher die Entstehung von chimärischen Sternmustern nur mit einer L1-Beteiligung an der Mesophyllbildung nachgewiesen werden.

5 Zusammenfassung

Histogenetisch bedingte Sternmusterungen an Petalen treten in verschiedenen Pflanzengattungen auf und konnten bei *Camellia*, *Pelargonium*, *Phlox*, *Rhododendron*, *Saintpaulia* und *Verbena* nachgewiesen werden, sie sind aber auch bei *Myosotis* und *Petunia* bekannt.

Diese Sternmusterungen entstehen bei den untersuchten Sorten in Abhängigkeit von der Farbstoffbildung in spezifischen Blütenblattgeweben, einer Anthocyandefektmutation in einer bestimmten Sproßscheitelschicht, der L1-Beteiligung an der Mesophyllbildung des Blütenblattrandes und zum Teil durch das Wirken der Partnerinduktion von anthocyanintaktem auf anthocyandefektes Gewebe (Induktion der Anthocyan synthese). Fünf unterschiedliche Typen der histogenetisch bedingten Sternmusterbildung in der Petalenfärbung unter Berücksichtigung dieser Charakteristika konnten gefunden werden. Eine weitere Anzahl von Sternmustertypen wäre möglich, wenn mehr als zwei Sproßscheitelschichten in das Blütenblatt eingehen.

Für die Zuordnung von Blütenmustern zur histogenetisch bedingten Sternmusterung in der Petalenfärbung sind folgende Analysekritieren relevant:

- In welchen Blütenblattgeweben findet die Anthocyan synthese statt (Epidermis und/oder Mesophyll)?

- Findet eine (seitliche) Partnerinduktion statt?

- Kann das Sternmuster durch Selbstung generativ vererbt werden?

- Erfolgt eine spontane oder induzierte Entmischung in die einzelnen Komponenten?

Spontan kann eine Entmischung erfolgen durch: L1-Perforation

L1-Reduplikation

Spontane Adventivsproßbildung

Wurzelaustrieb

Eine Entmischung kann induziert werden durch: Wurzelaustrieb

Adventivsproßbildung *in vitro* und
in vivo

Selbstung

- Lassen sich in periklinalchimärischen Sproßscheiteln (Anthocyanmarkierung) die Schichten zusätzlich durch einen Chlorophylldefekt oder Ploidieunterschied markieren ('doppelte Markierung'), so daß Veränderungen der gekoppelten Merkmale im Phänotyp der Pflanze Rückschlüsse auf die Beteiligung der Sproßscheitelschichten an der Gewebebildung ermöglichen?

Entsprechend der Analysekriterien können für die Untersuchungsobjekte zusammenfassend folgende Aussagen getroffen werden:

Myosotis bildet ausschließlich in subepidermalem Gewebe der Petalen Anthocyan. Deshalb können chimärisch bedingte Sternmuster an Petalen ohne Partnerinduktion entstehen, wenn L1-bürtiges Randmesophyll gebildet wird und in L1 oder L2 ein Anthocyandefekt vorliegt. Histogenetisch bedingte Sternmuster bei *Myosotis* entsprechen dem Typ 4 ('Stern von Zürich') oder 5 ('Weirleigh Surprise').

Bei den *Pelargonium-Zonale*- und *Pelargonium-Peltatum*-Hybriden wird in den Blütenblättern Anthocyan nur in den Epidermen gebildet. Chimärische Sternmuster der Petalen entstehen aufgrund der L1-Beteiligung an der Randmesophyllbildung und der Induktion der Anthocyansynthese in der anthocyandefekten, L1-bürtigen Epidermis bei Unterlagerung von anthocyanintaktem, L2-bürtigem Mesophyll. Die Intensität der seitlichen Partnerinduktion in den Epidermen ist unterschiedlich.

Da *Phlox subulata* ebenso wie *Pelargonium* nur in den Epidermen Anthocyan bildet, entsteht das histogenetisch bedingte Sternmuster analog. In der Epidermis findet eine seitliche Partnerinduktion statt.

Rhododendron simsii ist in der Lage, sowohl in epidermalem als auch subepidermalem Gewebe der Petalen Anthocyan zu synthetisieren. Histogenetisch bedingte Sternmuster sind möglich, wenn in der L1 ein Anthocyandefekt vorliegt und L1 neben den Epidermen auch Randmesophyll bildet. Die Färbung des Petalenbinnenfeldes ist bedingt durch die Anthocyanbildung in der Epidermis aufgrund der Induktion von anthocyanintaktem, L2-bürtigem Mesophyll, mit oder ohne gleichzeitiger Anthocyansynthese in den L2-bürtigen Mesophyllzellen. In der Epidermis findet die seitliche Partnerinduktion statt.

Anthocyan kann bei *Saintpaulia ionantha* sowohl in der Epidermis als auch im Mesophyll der Blütenblätter gebildet werden. Voraussetzung für die Entstehung von chimärisch bedingten Sternmustern sind die Bildung von L1-bürtigem Randmesophyll, ein Anthocyandefekt in L1 und deren Geweben und die partnerinduktive Wirkung von L2-bürtigem, anthocyanintaktem Gewebe auf die darüberliegende, L1-bürtige Epidermis im Petalenbinnenfeld. In der Epidermis findet eine seitliche Partnerinduktion statt.

Bei der *Verbena*-Hybride 'Aphrodite' konnte der chimärische Ursprung des Blütenblattmusters durch die 'doppelte Markierung' von Sproßscheitelschichten und den davon abstammenden Geweben nachgewiesen werden. Nach Kolchizinierung der sternblütigen *Verbena* entstand eine Ploidiechimäre (4-2-2), so daß bei dieser Variante

anthocyandefektes Gewebe gleichzeitig einen höheren Ploidiegrad besitzt. Anthocyan wird nur in der oberen Epidermis des Petalenbinnenfeldes durch Partnerinduktion des darunterliegenden, L2-bürtigen Mesophylls gebildet. Die Ploidiegrenze im Blütenblattmesophyll geht einher mit der Farbgrenze in der oberen Epidermis. Unterhalb des Übergangsbereiches der Epidermis zwischen Weiß und Violett verläuft demzufolge im Mesophyll die Grenze zwischen L1-bürtigem, tetraploidem und L2-bürtigem, diploidem Gewebe. Aufgrund der L1-Beteiligung an der Randmesophyllbildung der Petalen, des Anthocyandefektes in L1 und der partnerinduktiven Wirkung entsteht das Sternmuster bei *Verbena* 'Aphrodite'.

Camellia japonica kann in epidermalem und subepidermalem Gewebe der Petalen Anthocyan synthetisieren. In den Untersuchungen konnte nicht eindeutig nachgewiesen werden, ob sich zwei oder drei Sproßscheitelschichten an der Gewebebildung des Blütenblattes beteiligen. Da aber anthocyanführende Mesophyllzellen im Binnenfeld direkt bis an farblose Epidermiszellen heranreichen, ist folgende Entstehungsweise des histogenetisch bedingten Sternmusters am wahrscheinlichsten:

In L1 liegt ein Anthocyandefekt vor. Es wird in beiden Epidermen kein Anthocyan gebildet, da die Partnerinduktion nicht stattfindet. Die L1 beteiligt sich an der Randmesophyllbildung. Das farbige Binnenfeld entsteht durch anthocyanführende, L2-bürtige, subepidermale Gewebeschichten. L3 geht nicht in das Blütenblatt ein oder nimmt keinen Einfluß auf die Musterbildung.

Bei den Untersuchungen zur chimärisch bedingten Sternmusterungen an Petalen wurde festgestellt, daß die Partnerinduktion immer als Kompensationswirkung (Anthocyan-synthese) auftritt, nie als Hemmwirkung.

Häufig konnte neben der vertikalen Partnerinduktion zwischen den Blütenblattgeweben ein horizontaler Induktionsverlauf in der Blütenblattepidermis (z.T. auch im Mesophyll) beobachtet werden. Somit ist für diese Fälle eine dreidimensionale Wirkungsweise anzunehmen. Die horizontale Partnerinduktion wurde nachgewiesen bei den *Pelargonium-Zonale*- und *Pelargonium-Peltatum*-Hybriden, *Phlox subulata*, *Rhododendron simsii*, *Saintpaulia ionantha* und *Verbena*-Hybriden.

Neben der unterschiedlichen Bildung von histogenetisch bedingten Sternmusterungen gibt es auch Unterschiede in ihrer Stabilität und Reproduzierbarkeit. Ursachen für die Stabilität der Muster können aus dem Sproßaufbau der Pflanzen resultieren. Die vegetative Reproduzierbarkeit der histogenetisch bedingten Blütenmusterung steht im Zusammenhang mit der pflanzenartspezifischen Achsel- und Adventivsproßbildung.

Außer der untersuchten, histogenetisch bedingten Sternmusterung in der Petalenfärbung gibt es noch andere Ursachen für ähnliche Musterungen. Bei *Pelargonium* treten Petalenmusterungen auf, die pflanzensaftübertragbar (Pfropfung) und wahrscheinlich auf ein Virus zurückzuführen sind. Bei *Petunia hybrida* existieren gengesteuerte, samenvermehrare Blütenblattmusterungen, die in Abhängigkeit von äußeren Einflüssen (Temperatur) sich im Phänotyp ausprägen. Modifikativ veränderbare Sternmusterungen in der Petalenfärbung kommen bei *Saintpaulia* vor. Sie lassen sich im Gegensatz zu den histogenetisch bedingten über Blattstecklinge und über die *in vitro*-Kultur (Blütenblatt-explantate) vegetativ erhalten.

6 Literaturverzeichnis

- ALMOUSLEM, A.B. & TILNEY-BASSETT, R.A.E. The inheritance of flower doubleness and nectary spur in *Pelargonium x hortorum* BAILEY Euphytica 1989 41 23-29
- ALMOUSLEM, A.B. Qualitative and quantitative genetical studies in *Pelargonium x hortorum* BAILEY Thesis University College of Swansea, Wales 1988
- ALMOUSLEM, A.B.; NASSER, N.S.; TILNEY-BASSETT, R.A.E. Complementary genes for red flower colour in zonal pelargoniums J. Hort. Science 1991 66 (6) 651-659
- ANDO, T.; AKIYAMA, Y.; YOKOI, M. Flower colour sports in *Saintpaulia* cultivars Scientia Horticulturae 1986 29 191-197
- BATESON, W. Root-cuttings, chimaeras and 'sports' Journ. Genet. 1916 6 75-80
- BATESON, W. Segregation Journ. Genet. 1926 16 201
- BAUR, E. Einführung in die Vererbungslehre 7.-11. Aufl. Berlin Geb. Borntraeger 1930
- BAUR, E. Das Wesen und die Erblchkeitsverhältnisse der "Varietates albomarginatae hort." von *Pelargonium zonale* Zeitschr.f. Indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre 1908/1909 1 330-351
- BEALE, G.H. Journ. Genet. 40 1940 337
- BERGANN, F. & BERGANN, L. Über Umschichtungen (Translokationen) an Sproßscheiteln periklinaler Chimären Züchter 1962 32 110-119
- BERGANN, F. & BERGANN, L. Über die sogenannte Kräuselkrankheit der Poinsettia und die Beteiligung des 'Dermatogens' bei der Mesophyllbildung Flora 1960 149 331-344
- BERGANN, F. & BERGANN, L. Über experimentell ausgelöste vegetative Spaltungen und Umlagerungen an chimärischen Klonen, zugleich als Beispiel erfolgreicher Staudenauslese. I. *Pelargonium zonale* 'Madam Salleron' Züchter 1959 29 361-374
- BERGANN, F. Eine weitere Trichimäre bei *Euphorbia pulcherrima* WILLD. Biol. Zbl. 1961 a 80 403-412
- BERGANN, F. Über den Nachweis zwischenzelliger Genwirkungen (Partnerinduktion) bei der Pigmentbildung in den Brakteen der Periklinalchimäre *Euphorbia pulcherrima* WILLD. 'Eckes Rosa' Biol. Zbl. 1962 81 469-503
- BERGANN, F. Über zwischenzellige Genwirkungen (Partnerinduktion) bei der Pigmentbildung in den Brakteen der Periklinalchimäre *Euphorbia pulcherrima* WILLD. 'Eckes Rosa' Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1961 b 73 Stuttgart 40-41
- BIELE, R. Untersuchungen zur Klassifikation von Variegationsmustern bei heterohistischen Monocotylen Dissertation Humboldt-Universität zu Berlin 1992

- BROERTJES, C. Use in plant breeding of acute, chronic or fractionated doses of X-rays or fast neutrons as illustrated with leaves of *Saintpaulia* Thesis Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen 1972
- CASSELLS, A.C. & MINAS, G. Beneficially-infected and chimera Pelargonium: Implications for micropropagation by meristem and explant culture Acta Hort. 1983 131 287-297
- CHITTENDEN, R.J. Eversporting races of Myosotis Journ. Genet. 1929 20 123-129
- CHITTENDEN, R.J. Studies in variegation II. *Hydrangea* and *Pelargonium*: with notes on certain chimera arrangements which involve sterility Journ. Genet. 1925 26 43-61
- CHITTENDEN, R.J. Vegetative segregation Bibliogr. genet. 1927 3 355-442
- CLARK, D. The Royal Gardens, Kew in association with Collingridge Pelargoniums Spain Collingridge 1988
- CLIFFORD, D. Pelargoniums including the popular 'Geranium' 2. Aufl. U.K. Blandford Press 1970
- CORRENS, C. Über nichtmendelnde Vererbung Zeitschr. Vererbungslehre Suppl. 1 1928 1 131-168
- CRAMER, P.J.S. Eine kritische Übersicht bekannter Fälle von Knospenvariation Naturkundige Verhandlungen van de Maatschappij der Wetenschappen Haarlem De Erven Loosjes 1907
- DE LOOSE, R. Flower pigment composition of natural bud-variants among hybrid Chinese Azaleas, *Rhododendron simsii* (PLANCH.) J. Hort. Sci. 1970 45 265-274
- DE LOOSE, R. Radiation induced chimeric rearrangement in flower structure of *Rhododendron simsii* PLANCH. (*Azalea indica* L.) Euphytica 1979 28 105-113
- ENCKE, F. Pareys Blumengärtnerei 2. Bd. Berlin, Hamburg Paul Parey 1960
- ENCKE, F.; BUCHHEIM, G.; SEYBOLD, S. Zander 13. neubearb. und erw. Aufl. Stuttgart Ulmer 1984
- ERHARDT, A. & ERHARDT, W. Schöne Usambaraveilchen und andere Gesnerien Stuttgart Ulmer 1993
- FARESTVEIT, B. Flower colour chimeras in glasshouse carnations, *Dianthus caryophyllus* L. Den kgl. Veterinær-og Landbohøjskole, Årsskrift 1968 1968 Copenhagen
- FISCHER, P. Kamelien 2. Aufl. Celle Fröhlich 1989
- FUCHS, H. Phlox-Stauden und Polsterphlox Stuttgart Ulmer 1994
- FURUSATO, K. Bot. & Zool. 1940 8 Tokyo 1303
- GRANT, V. Genetics of flowering plants London London Press Ltd. 1975
- GRUNEWALDT, J. Adventivknospenbildung und Pflanzenregeneration bei *Gesneriaceae* in vitro Gartenbauwiss. 1977 42 (4) 171-175

- GRUNEWALDT, J. Spontane und induzierte Farbschecken von *Saintpaulia ionantha* H. WENDL. Gartenbauwiss. 1980 45 124-128
- GUGENHAN, E. Geranien und Pelargonien, Sorten-Anzucht-Pflege Kosmos Gesellschaft für Naturfreunde Stuttgart Frank'sche Verlagshandlung 1981
- HANCOCK, P. Two ways to propagate chimeras African Viol. Magaz. 1993 46 (1) 38-39
- HARBORNE, J.B. Chemiogenetical studies on flavonoid pigments Geissman, T.A. The chemistry of flavonoid compounds Oxford, London, New York, Paris Pergamon Press 1962 593-617
- HARDER, P. Über Farb- und Musteränderungen bei Blüten Naturwiss. 1938 26 13-17
- HASSENPFUG, R. & FORKMANN, G. Anthocyanbiosynthese bei *Pelargonium-Zonale*-Hybriden BDGL-Schriftenreihe 13 1995 170
- HEUSREL, J. Studie van de overing en de genotypische variabiliteit van kleur, grootte en vorm van de blomen bij *Rhododendron simsii* PLANCH. (Azalea indica) Proefschrift tot het verkrijgen van de graad van geaggregeerde van het hoger onderwijs R.U.G. 184 Gent 1972 162 ff.
- HJELMQUIST, H. Studien über Pflanzenchimären Lunds Universität Arsskrift N.F. Adv. 240 Lunds 1944 1-69
- IMAI, Y. The structure of albomarginata and medioalbinata forms Journ. Genet. 1935 b 31 53-65
- IMAI, Y. Variegated flowers and their derivatives by bud variation Journ. Genet. 1935 a 30 1-13
- IRMSCHER, E. Über Blüten- und Blütenstandsvarianten bei *Saintpaulia ionantha* WENDL. (Gesneriac.) und die morphologische Valenz der Vorblüten Flora 1959 148 (2) 179-202 Irmischer
- IVES, W. & SMITH, J. Are the leaf anthocyanins linked in African violets? African Viol. Magaz. 45 1992 b 45 (5) 19-20
- IVES, W. & SMITH, J. Comparison of leaf anthocyanins in genus *Saintpaulia* African Viol. Magaz. 1992 a 45 (2) 54
- JØRGENSEN, C.A. & CRANE, M.B. Formation and Morphologie of *Solanum* chimaeras Jour.Genet. 1927 18 247-273
- JUNGNICKEL, F. & ZAID, S. Micropropagation of African violets (*Saintpaulia* spp. and cultivars) Bajaj, Y.P.S. Biotechnology in Agriculture and Forestry Vol. 20 Berlin, Heidelberg Springer-Verlag 1992 357-395
- JUNGNICKEL, F. & GLIEMEROTH, K. In-vitro-Depots vegetativ vermehrter Blütenpflanzen Friedrich-Schiller-Universität Jena Math.-Naturwiss. R. 1986 35 Jena 631-638
- KHOKHAR, J.A.; HUMPHREYS, J.M.; SHORT, K.C.; GROUT, B.W.W. Anthocyanins in African violets HortScience 1982 17 (5) 810-811

- KNUTH, R. & ENGLER, A. Das Pflanzenreich Leipzig Verlag von Wilhelm Engelmann 1912
- KÜSTER, E. Anatomie des panaschierten Blattes Linsbauer, K. Handbuch der Pflanzenanatomie II. Abteilung, 2.Teil: Pteridophyten und Anthophyten Bd. VIII Berlin Geb. Borntraeger 1927 1-68
- KÜSTER, E. Über weißbrandige Blätter und andere Formen der Buntblättrigkeit Biol. Zbl. 1919 39 212-251
- LANGE, D. Untersuchungen zur histogenetischen Variabilität bei der in vitro-Vermehrung von *Saintpaulia ionantha* H. WENDL. Dissertation Humboldt-Universität zu Berlin 1992
- LARKIN, P.J. & SCOWCROFT, W.R. Somaclonal variation - a novel source of variability from cell culture for plant improvement Theor. Appl. Genet. 1981 60 197-214
- LARKIN, P.J. & SCOWCROFT, W.R. Somaclonal variation: A new option for plant improvement Vasil, I.K.; SCOWCROFT, W.R.; FREY, K.J. Plant improvement and somatic cell genetics New York, London, Paris Academic Press 1982 156-178
- LEMOINE Gard. Chron. 1867 74
- LINEBERGER, R.D. & DRUCKENBROD, M. Chimera nature of pinwheel flowering African violets (*Saintpaulia*, *Gesneriaceae*) Amer. J. Bot. 1985 72 (8) 1204-1212
- LIPSON, N. Secrets of chimeras Afrian Viol. Magaz. 1995 48 (3) 42
- MACOBOY, S. The colour dictionary of Camellias reprint Sydney, Auckland, London, New York Landsdowne 1984
- MAGNUS zitiert in CRAMER, 1907 Bot. Jahresb. III 894
- MARTIN, C. & GERATS, T. The control of flower coloration Jordan, B.R. The molecular biology of flowering Wallingford CAB International 1993 219-255
- MARTY, F.; BRANTON, D.; LEIGH, R.A. Plant vacuoles Stumpf, P.K. & Conn, E.E. The biochemistry of plants Vol. 1 New York Academic Press 1980 625-658
- MASSEY, K. The development of the leaves in certain periclinally variegated plants Journ. Genet. 1928 19 1928 357-372
- MOLL, O. Stauden-*Myosotis alpestris* Stern von Zürich Gartenwelt 1915 19 322, 325
- MURASHIGE, T. & SKOOG, F. A revised medium for rapid plant growth and bioassays with tobacco tissues cultures Physiol. Plant 1962 15 1962 473-497
- NASSER, N.S. & TILNEY-BASSETT, R.A.E. The inheritance of patterned white flowers in zonal pelargoniums J. Hort. Science 1992 67 (3) 361-370
- NAYLOR, E.E. & JOHNSON, B. A histological study of vegetative reproduction in *Saintpaulia ionantha* Amer. J. Bot. 1937 24 673-678
- NOBLE, M. & GRAHAM, B. You can grow Camellias New York Dover Publications 1976

- OLBRICHT, K. & POHLHEIM, F. Kalluskultur als Methode, den chimäischen Charakter einer transgenen Petunie zu beweisen Tagungsprogramm der Botanikertagung Düsseldorf 1996 Düsseldorf 1996 272
- OLBRICHT, K. Nachweis der chimäischen Konstitution einer transgenen *Petunia hybrida* Hort. Diplomarbeit Humboldt-Universität zu Berlin 1994
- PEARY, J.S.; LINEBERGER, R.D.; MALINICH, T.J.; WERTZ, M. Stability of leaf variegation in *Saintpaulia ionantha* during in vitro propagation and during chimeral separation of a pinwheel flowering form Amer. J. Bot. 1988 75 (5) 603-608
- PEREAU-LEROY, P. Genetic interactions between the tissues of carnation petals as periclinal chimeras Radiat. Bot. 1974 14 109-116
- POHLHEIM, F. & BEGER, B. Erhöhung der Mutationsrate im Plaston bei *Saintpaulia* durch N-Nitroso-N-Methylharnstoff Biol. Rdsch. 1974 12 204-206
- POHLHEIM, F. & KAUFHOLD, M. On the formation of variegation pattern in *Filipendula ulmaria* 'Aureo-Variegata' through changes in plane of cell division in the epidermis of young leaves Flora 1985 177 167-174
- POHLHEIM, F. & OLBRICHT, K. Nachweis eines histogenetisch bedingten Blütenfarbmusters bei einer transgenen Petunie mit Hilfe doppelter Markierung der Scheitelschichten Tagungsbericht des 12. Symposiums Morphologie, Anatomie, Systematik Mainz 1995
- POHLHEIM, F. & PLASCHIL, S. Analyse somatischer Variabilität bei *Pelargonium peltatum* Votr. Pflanzenzüchtung 28 1994 342-344
- POHLHEIM, F. & PLASCHIL, S. Induktion und Analyse von somatischer Variabilität in der Sortengruppe 'Ville de Paris' bei *Pelargonium peltatum* BDGL-Schriftenreihe 11 Bonn 1993 105
- POHLHEIM, F. & RASHID, J. Nachweis von vier selbständigen Sproßscheitelschichten bei *Schefflera* - Konsequenzen für die Sproßvariation Votr. Pflanzenzüchtung 28 1994 345-347
- POHLHEIM, F. & RÖSSEL, K. Partnerinduktion bei chimäischen Blatt- und Blütenfarbmustern von *Pelargonium* Tag. Ber. Akad. Landwirtsch. DDR 218 Berlin 1989 107-115
- POHLHEIM, F. Induced mutations for investigations of histogenetic processes as the basis for optimal mutant selection. Induced mutations - a tool in plant breeding IAEA Vienna 1981 495-498
- POHLHEIM, F. Klonvariabilität durch Chimärenumlagerung und Mutation bei *Dracaena deremensis* (N. E. BR.) ENGL. Arch. Züchtungsforsch. 1982 12 399-409
- POHLHEIM, F. Periklinalchimäische Anthozyanmuster bei *Saintpaulia ionantha* H. WENDL. nach NMH-Behandlung Arch. Züchtungsforsch. 1980 10 (4) 261-269
- POHLHEIM, F. *Prunus pissardi* 'Hessei' - eine Trichimäre Flora 1970 159 435-449

- POHLHEIM, F. *Spiraea bumalda* 'Anthony Waterer' und *Mentha arvensis* 'Variegata' - zwei immerspaltende Periklinalchimären unter den Angiospermen Biol. Zbl. 1971 90 295-319
- POHLHEIM, F. Über Schichten-Translokation an periklinalchimärischen Sproßscheitel von *Euphorbia pulcherrima* WILD. Arch. Züchtungsforsch. 1986 17 (1) 133-141
- POHLHEIM, F. Untersuchungen zur periklinalchimärischen Konstitution von *Pelargonium zonale* 'Freak of Nature' Flora 1973 162 284-294
- POHLHEIM, F. Vergleichende Untersuchungen über Parallelvariationen durch Mutation und Chimärenumlagerung bei *Hedera helix* - ein Beitrag zur Entstehung von Grünrand-periklinalchimären mit unmaskiertem, weißem Binnenfeld Arch. Züchtungsforsch. 1985 15 115-126
- POHLHEIM, F. Vergleichende Untersuchungen zur Änderung der Richtung von Zellteilungen in Blattepidermen Biol. Zbl. 1983 102 (3) 323-336
- RASHID, J. Untersuchungen zur Musteranalyse variegater Formen der Gattungen *Hedera*, *Schefflera* und *Polyscias* Dissertation Humboldt-Universität zu Berlin 1993
- RENNER, O. Zur Entwicklungsgeschichte randpanaschierter und reingrüner Blätter von *Sambucus*, *Veronica*, *Pelargonium*, *Spiraea*, *Chlorophytum* Flora 1936 130 454-466
- ROMEIS, B. Mikroskopische Technik 17., neubearb. Aufl. München, Wien, Baltimore Urban & Schwarzenberg 1989
- RÖSSEL, K. Genetische Markierungen zur quantitativen Musteranalyse an somatischen Varianten eines monohaploiden *Pelargonium*-Klones Dissertation Humboldt-Universität zu Berlin 1990
- RÜNGER, W. Blütenbildung und Blütenentwicklung Berlin, Hamburg Paul Parey 1971 120-129
- RÜNGER, W. Licht und Temperatur im Zierpflanzenbau 3., erw. Aufl. Berlin, Hamburg Paul Parey 1976 62-64
- RUPPRECHT, H. & MIEßNER, E. Zierpflanzenbau Jena Gustav Fischer Verlag 1985
- SABNIS, T.S. Inheritance of variegation Z. Vererbungslehre 1932 62 213-231
- SATINA, S.; BLAKESLEE, A.F.; AVERY, A.G. Demonstration of the three germ layers in the shoot apex of *Datura* by means of induced polyploidy in periclinal chimeras Am. J. Bot. 1940 27 895-905
- SAWAGA, Y. & MEHLQUIST, G.A.L. The mechanism responsible for some X-ray induced changes in flower color of the carnation *Dianthus caryophyllus* Am. J. Bot. 1957 44 397-403
- SCHNEIDER, U. Quantitative Untersuchungen zur Gewebekonkurrenz auf verschiedenen Differenzierungsebenen Diplomarbeit Humboldt-Universität zu Berlin 1996

- SKINNER, C.; GLENN, M.; SMITH, J. A survey of flower pigments types African Viol. Magaz. 1994 47 (3) 47-48
- SMITH, J. How to breed for specific flower colors in African violets African Viol. Magaz. 1991 b 44 (4) 37-39
- SMITH, J. Using the five gene model for flower color to predict the outcome of crosses in African violets African Viol. Magaz. 1991 a 44 (2) 49-51
- SMITH, J. A chemical analysis of flower pigments in African violets: Part I African Viol. Magaz. 1990 b 43 (3) 18-20
- SMITH, J. A chemical analysis of flower pigments in African violets: Part II African Viol. Magaz. 1990 c 43 (4) 16-19
- SMITH, J. A genetic model of flower color inheritance in African violets African Viol. Magaz. 1990 d 43 (5) 37-40
- SMITH, J. Chemical analysis of the flower pigmentation in African violets: Part III African Viol. Magaz. 1991 c 44 (6) 20-21
- SMITH, J. In search of new violets African Viol. Magaz. 1993 a 46 (4) 34
- SMITH, J. In search of new violets African Viol. Magaz. 1993 b 46 (5) 34
- SMITH, J. In search of new violets African Viol. Magaz. 1993 c 46 (6) 34
- SMITH, J. What makes a green flowered African violet green? African Viol. Magaz. 1992 45 (4) 43-44
- SMITH, J. Yellow fever continues African Viol. Magaz. 1990 a 43 (1) 43-44
- START, N.D.; CUMMING, B.C. In vitro propagation of *Saintpaulia ionantha* H. WENDL. Hort.Science 1976 11 (3) 204-206
- STUBBE, W. Dreifarbenpanaschierung bei *Oenothera* II Z. Vererbungslehre 1958 89 189-203
- SWAIN, T. & GODWIN, T.W. Chemistry and biochemistry of plant pigments Vol. I New York Academic Press 1976 425-463
- SWITZER, M.A. Successfull propagating from bloom stalks African Viol. Magaz. 1991 44 (5) 14-15
- TAYLOR, J. Tissue culture in African violet chimeras African Viol. Magaz. 1991 44 (2) 43-44
- THE ROYAL HORTICULTURAL SOCIETY RHS Colour Chart London 1995
- TILNEY-BASSETT, R.A.E. Plant chimeras London, Baltimore Edward Arnold Ltd. 1986
- TILNEY-BASSETT, R.A.E. The structure of periclinal chimeras Heredity 1963 18 265-285

- TILNEY-BASSETT, R.A.E.; MUNSHI, A.A.; ALMOUSLEM, A.B.; NASSER, N.S. The inheritance of red, salmon, rose-pink and soft-pink flower colours in zonal pelargoniums J. Hort. Science 1995 70 (3) 499-508
- TRESEDER, N. & HYAMS, E. Growing camellias Great Britain Nelson 1975
- V. DENFFER, D. Straßburger-Lehrbuch der Botanik 32. Aufl. Jena Gustav Fischer Verlag 1983
- WAGNER, G.J. Content and vacuole/extravacuole distribution of neutral sugars, free amino acids and anthocyanin in protoplasts Plant Physiology 1979 64 88-93
- WEGNER, J. Vergleichende Untersuchungen zur L1-Beteiligung an der Blattmesophyllbildung bei *Primula vulgaris* HUDS. und *Alstroemeria spec.* Diplomarbeit Humboldt-Universität zu Berlin 1995
- WIERING, H. & DE VLAMING, P. Inheritance and biochemistry of pigments Sink, K.C. Petunia-Monographs on theoretical and applied genetics 9 Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo Springer-Verlag 1984
- WINKELMANN, T. & GRUNEWALDT, J. Analysis of protoplast-derived plants of *Saintpaulia ionantha* H. WENDL. Plant Breeding 1995 114 346-350
- WINKLER, H. Chimären und Burdonen- Die Lösung des Pfropfbastardproblems Der Biologe 1935 9 279-290
- WINKLER, H. Die Chimärenforschung als Methode der experimentellen Biologie Sitz.-Ber. Phys.-Med. Ges. Würzburg Würzburg 1-23
- WINKLER, H. Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären Ber. Deut. Bot. Ges. 1907 25 (10) Berlin Geb. Borntraeger 568-576
- WOOD, H.J. Pelargoniums London Faber and Faber 1966
- ZAID, S. Morphogenetische Untersuchungen an axenisch kultivierten Gesneriaceen Dissertation Friedrich-Schiller-Universität Jena 1989

Erklärung

Hiermit erkläre ich, daß ich die vorliegende Arbeit selbständig und unter Verwendung der angegebenen Methoden und Hilfsmittel angefertigt habe.

Berlin, den 10. März 1997

Danksagung

Herrn Prof. Dr. F. Pohlheim, Leiter des Fachgebietes Pflanzenzüchtung der Landwirtschaftlich-Gärtnerischen Fakultät, möchte ich für die Überlassung des interessanten Themas und die Unterstützung bei der Anfertigung dieser Arbeit danken.

Darüber hinaus möchte ich mich bei meiner Familie, die mir in dieser Zeit viel Verständnis entgegenbrachte, sowie allen Freunden und Kollegen, die zum erfolgreichen Abschluß beigetragen haben, besonders jedoch bei Klaus Olbricht, Uwe Schneider, Karsten Schulz, Frau Binting und Frau Rentsch, herzlich bedanken.

Lebenslauf

Persönliche Daten

geboren am	04.12.1967
in	Dresden
Familienstand	ledig
Kinder	keine

Ausbildung und Weiterbildung

Schulausbildung	1974-1984	Zehnklassige Oberschule in Dresden und Berlin Abschluß: Mittlere Reife
Berufsausbildung	1984-1987	Berufsausbildung mit Abitur in der Betriebsberufsschule des VEG (S) Zierpflanzen Dresden Abschluß: Facharbeiter als Gärtnerin für Zierpflanzenproduktion, Abitur
Studium	1987-1992	Fachrichtung Gartenbau an der Humboldt-Universität zu Berlin, Spezialisierung Pflanzenzüchtung und Zierpflanzenbau Abschluß: Diplomingenieurin für Gartenbau
Promotion	1993-1997	Promotion auf dem Gebiet der Pflanzenzüchtung an der Humboldt-Universität zu Berlin, Thema: „Vergleichende Untersuchungen zur histogenetisch bedingten Sternmusterbildung in der Petalenfärbung bei <i>Camellia</i> L., <i>Myosotis</i> L., <i>Pelargonium</i> L'HERIT. ex AIT., <i>Phlox</i> L., <i>Saintpaulia</i> WENDL., <i>Verbena</i> L.“ Abschluß: Dr. rer. hort.
Zusatzqualifikation	1997-1998	Fortbildung auf dem Gebiet der Raum- und Objektplanung von Freianlagen sowie der Landschaftsplanung

<i>Berufserfahrung</i>	1984-1987	Tätigkeit im Zierpflanzenbau in verschiedenen Betrieben des VEG (S) Zierpflanzen Dresden
	1987	Tätigkeit als Gärtnerin im VEG Gartenbau Berlin
	1988-1992	Praktika während des Studiums in Gartenbaubetrieben und im Zierpflanzenhandel, u.a. in der PAC Pflanzen GmbH Dresden, Austauschpraktika in der Tschechischen Republik und in Bulgarien
	1996-1997	Projektleiterin bei der In-vitro-tec GmbH, Berlin
	1998	Befristete Tätigkeit im Planungsbüro (LBP, LAP, UVS)

Kenntnisse und Fähigkeiten

In-vitro-Kultur von verschiedenen Pflanzenarten

Kenntnisse von anatomisch-histologischen Arbeitsmethoden (Paraffin- und Kunststoffeinfärbung), cytologischen Methoden, der Polyploidisierung

Umfassende PC-Kenntnisse (Windows 98, Textverarbeitung, Tabellenkalkulation, Datenbankverwaltung, Freehand, Corel, QuarkXPress, AutoCAD, Internet)

Computerbildverarbeitung mit Image P2

Kenntnisse der Biometrie/Statistik

Kenntnisse in Landschaftsökologie, Umwelt- und Naturschutzrecht

Kenntnisse in der Bestandsaufnahme, Kartographie

Sehr gute Sprachkenntnisse in Englisch, Grundkenntnisse in Spanisch, Französisch und Russisch

Führerschein: Klasse 3

Maschineschreiben

Berlin, 15. März 1999